

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES

Contribution à l'étude du budget d'activité et de la vigilance du gibbon à mains blanches, *Hylobates lar*, dans le parc national de Khao Yai (Thaïlande)

Bernard, Hélène

Award date:
2004

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



FACULTÉS UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR

Faculté des Sciences

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DU BUDGET D'ACTIVITE ET DE LA VIGILANCE DU GIBBON A
MAINS BLANCHES, *Hylobates lar*, DANS LE PARC NATIONAL DE KHAO YAI (THAILANDE)**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de
licencié en Sciences biologiques**

Hélène BERNARD

Août 2004

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joelle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

**Contribution à l'étude du budget d'activité et de la vigilance du gibbon à mains blanches,
Hylobates lar, dans le Parc National de Khao Yai (Thaïlande)**

BERNARD Hélène

Résumé

Le budget d'activité et la vigilance ont été étudiés, en milieu naturel, chez les sept adultes de deux groupes monogames et un groupe polyandre de gibbons à mains blanches (*Hylobates lar*), dans le Parc National de Khao Yai (Thaïlande), dans le but de déterminer les différences éventuelles présentes entre les sexes, les groupes et les individus. Nous avons également évalué quels effets peuvent avoir sur la vigilance l'activité en cours, la densité de la végétation, la position dans la canopée et le moment de la journée. Il apparaît que les mâles sont plus vigilants que les femelles et que la vigilance est plus élevée lors des déplacements. Les groupes ont des budgets d'activité différents qui vont influencer le niveau de vigilance du groupe et son évolution en fonction du moment de la journée. Les rôles sur la vigilance de la densité de la végétation et de la hauteur dans la canopée n'ont pu être précisés. Vu l'importance des différences individuelles de vigilance, il est nécessaire d'étendre cette étude à d'autres groupes afin de confirmer ces résultats.

Mémoire de licence en Sciences Biologiques

Août 2004

Promoteurs : M-C. Huynen, M. Mercier

First of all I want to thank the team in Thailand. I do this in English in order to make it easier for the main persons concerned to understand...

I especially want to thank Dr. Ulrich Reichard without whom this report could not have been written. Thank you for your confidence in me and for having it made possible for me to fulfil my dream.

Thank you Claudia for your welcome, your guidance at the beginning of my stay and the sharing of the pick-up. Esther one, your good spirits have been a great help on the days I felt lonely. Thank you for listening or rather for having tried to understand my poor English at the start. You have encouraged me to speak more English. Esther two, I have not had the occasion to really get to know you, but I will never forget the discovery of some leeches on your body... I know it's very disgusting! With you, the Londoner, I have learned many English words. Ines, after those 4 months with you, I will remember the long evenings in your company when we talked about our lives in our respective countries. Your enthusiasm for the fieldwork is unequalled as well as your mood swings (although less frequent than those of our Claudia...).

Gae, thank you for your kindness and your generosity. Thank you for having listened to me, having me encouraged me, just simply for having been there, even if only from time to time. I was impatient for your returns to the park. Tommaso, I think I never spoke French with you, but after all it was better this way! Your good spirits were welcome. Andy, I adore your French with its English accent. Your passion for birds is infectious and I regret not having more time to get to recognize some of them. Mong and Khiao, thank you for your cooking and your kindness. It's a pity we could not have spent more time together.

I also want to thank the Thai assistants for their kindness and their devotion. Chaleum, Adt, Surasack, Sombad and Tdai, "kopkoonkaa"...

Que tous ceux qui m'ont soutenue, en Belgique ou depuis la Belgique, soient aussi remerciés...

D'abord le professeur M. Mercier qui m'a accueillie au sein du département de psychologie.

Ensuite le professeur M-C. Huynen : elle m'a permis de partir, m'a soutenue et souvent écoutée ; ses conseils et sa disponibilité me furent précieux, ainsi que son encadrement tout au long de cette aventure.

Merci à vous, mes amis et amies pour ces quatre années exceptionnelles en votre compagnie. Merci à Aurélia, Nihale, Sylviane, Conny, Quentin, Geneviève, François, Ingrid et Delphine (et Nylang !) pour vos e-mail tant attendus pendant mon séjour loin de vous. Merci à tous les étudiants d'URBO (Benjamin, Geneviève, Delphine, Emilie, Sylvain, Jérôme, Jonathan et Dimitri) bien sûr pour tous ces moments « fous » passés parmi vous, j'espère que nous nous reverrons par après... Je n'oublie pas Géraldine qui m'a donné sa passion pour l'Asie et Khao Yai bien avant le grand départ. Un très grand merci à François pour son dévouement et sa patience lors de nos « rencontres statistiques »...

Je tiens bien sûr tout particulièrement à remercier ma famille : vous m'avez permis de partir si loin et tout simplement d'entreprendre ces études, sans vous, je ne serais pas là à terminer un mémoire. Merci de m'avoir soutenue avant, pendant, après ce voyage. Merci à tous les quatre d'être simplement là pour moi.

Table des matières

INTRODUCTION.....	9
1. Les primates.....	9
1.1. Introduction.....	9
1.2. Le gibbon.....	12
1.2.1. Les caractéristiques de <i>Hylobates lar</i>	12
1.2.2. La monogamie.....	12
1.2.3. L'absence de groupes multi-femelles.....	13
1.2.4. L'infanticide et les associations mâle-femelle permanentes.....	14
1.2.5. La monogamie remise en question.....	14
1.2.6. La territorialité.....	15
1.2.7. Le chant.....	15
1.2.8. Le grooming.....	16
1.3. La vigilance.....	17
1.3.1. La prédation et les cris d'alarme.....	17
1.3.2. Les comportements de vigilance.....	18
1.3.3. La prédation chez les gibbons.....	19
1.4. Les objectifs.....	21
1.4.1. Les hypothèses principales.....	21
1.4.2. Les hypothèses secondaires.....	21
2. Le milieu d'étude.....	22
2.1. La localisation géographique.....	22
2.2. L'histoire du parc.....	22
2.3. Le climat.....	22
2.4. Les caractéristiques physiques.....	22
2.5. La faune et la flore.....	22
MATERIEL ET METHODES.....	24
1. Contexte de l'étude.....	24
2. Sujets et situation des territoires.....	24
3. Historique et choix des groupes.....	25
4. Données collectées.....	25
4.1. Comportements observés.....	26
4.2. Données complémentaires.....	27
5. Collecte des données et méthodes d'échantillonnage.....	28
6. Matériel.....	29
7. Traitement des données.....	29
RESULTATS ET DISCUSSION.....	31
1. Influence du sexe sur le budget d'activité.....	32
2. Influence de la composition du groupe sur le budget d'activité.....	33
3. Influence du sexe sur la vigilance.....	36
4. Influence de la composition du groupe sur la vigilance.....	37
5. Variation individuelle de la vigilance dans les groupes.....	38
6. Variation de la vigilance en fonction de l'activité en cours.....	39

7. Influence de la densité de la végétation sur la vigilance.....	40
8. Influence de la position dans la canopée sur la vigilance.....	41
9. Variation de la vigilance en fonction du moment de la journée.....	42
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	44
BIBLIOGRAPHIE.....	47

Liste des figures

- Figure 1 : Taxonomie, la super-famille des Hominoidea.
1. Le gibbon à mains blanches (*Hylobates lar*),
 2. Le gibbon à casque (*Hylobates pileatus*),
 3. Le gorille des plaines de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*),
 4. L'orang-outan de Sumatra (*Pongo abelii*),
 5. Le chimpanzé (*Pan troglodytes*).
- Figure 2 : La couleur du pelage du gibbon peut être beige ou noire.
- Figure 3 : Les prédateurs reconnus des gibbons (Reichard & Sommer, 2000) sont :
1. La panthère nébuleuse (*Neofelis nebulosa*),
 2. L'aigle huppé (*Spizaetus cirrhatus*),
 3. Le chat marbré (*Felis marmorata*),
 4. Le python réticulé (*Python reticulatus*).
- Figure 4 : Carte de la Thaïlande avec la position géographique du Parc National de Khao Yai.
- Figure 5 : Carte routière. Localisation du Parc National de Khao Yai en Thaïlande.
- Figure 6 : Climat, températures moyennes et précipitations, au Parc National de Khao Yai en 2000 (Savini, August 2001 - January 2002) et durant les quatre mois de mon étude en 2004.
- Figure 7 : Quelques espèces de mammifères présentes dans le Parc National de Khao Yai (Srikosamatara & Hansel, 2000).
1. Le sambar (*Cervus unicolor*),
 2. Le cerf aboyeur (*Muntiacus muntjak*),
 3. Le porc-épic malais (*Hystrix brachyura*),
 4. Le binturong (*Arctictis binturong*),
 5. Le macaque à queue de cochon (*Macaca nemestrina*).
- Figure 8 : Les fruits de quelques espèces d'arbres présentes au Parc National de Khao Yai.
1. *Knema laurina*,
 2. *Nephelium melliferum*.
- Figure 9 : Quelques espèces d'oiseaux présentes dans le Parc national de Khao Yai.
1. Le calao bicolore (*Buceros bicornis*),
 2. Le calao pie (*Anthracoceros albirostris*),
 3. L'akalat d'Abbott (*Malacocincla abbotti*),
 4. Le bulbul à tête noire (*Pycnonotus melanicterus*),
 5. L'irène vierge (*Irena puella*),
 6. Le colombar à gros bec (*Treron curvirostra*).
- Figure 10 : Plan du Parc National de Khao Yai et situation géographique des territoires B, R et J (carte modifiée).
- Figure 11 : Feuille de données générales.
- Figure 12 : Cartes du territoire des groupes R, B et J.
- Figure 13 : Feuille de données du groupe J du 5 mai 2004, l'individu focal est Jenna. Les comportements de l'animal focal étaient notés toutes les minutes (focal) et ceux du groupe toutes les 5 minutes (scan). Les données complémentaires y étaient aussi écrites.
- Figure 14 : La densité de la végétation. La colonne de gauche représente la densité de la canopée et la colonne de droite la densité de la végétation au sol.
- Type 1 (milieu ouvert) : photos 1 et 2.
- Type 2 (milieu intermédiaire) : photos 3 et 4.

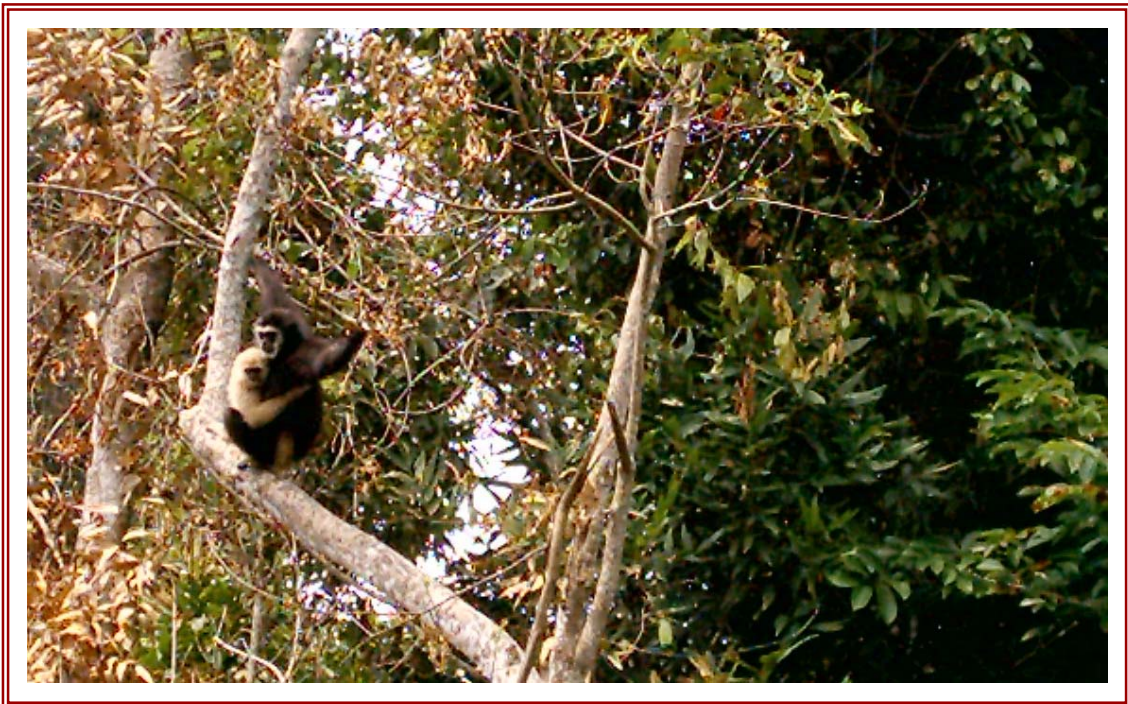
Type 3 (milieu dense) : photos 5 et 6.

- Figure 15 : Influence de la saison sur Joe pour « se reposer ».
- Figure 16 : Pourcentage moyen quotidien des activités par sexe (moyenne \pm écart-type, n=24).
- Figure 17 : Pourcentage moyen quotidien des activités par groupe (moyenne \pm écart-type, n=16).
- Figure 18 : Carte avec les limites en vert du territoire du groupe B et le parcours en rouge de ce groupe pendant une journée.
- Figure 19 : Pourcentage moyen quotidien des activités par adulte du groupe J (moyenne \pm écart-type, n=3).
- Figure 20 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par sexe (moyenne \pm écart-type, n=2).
- Figure 21 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par groupe (moyenne \pm écart-type, n=3).
- Figure 22 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par individu (moyenne \pm écart-type, n=7).
- Figure 23 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par activité (moyenne \pm écart-type, n=3).
- Figure 24 : Pourcentage moyen quotidien de scan-sampling avec vigilance par individu et par type de végétation (type 1 = milieu ouvert, type 2 = milieu intermédiaire, type 3 = milieu dense).
- Figure 25 : Pourcentage moyen quotidien de scan-sampling avec vigilance par individu et par strate de la canopée.
- Figure 26 : Pourcentage moyen quotidien de vigilance par heure pour Les groupes B, R et J.
- Figure 27 : Pourcentage moyen quotidien de déplacements par heure pour les groupes B, R et J.

Liste des tableaux

- Tableau 1 : Quelques espèces de mammifères présentes dans le Parc National de Khao Yai (Srikosamatara & Hansel, 2000).
- Tableau 2 : Quelques espèces d'arbres présentes dans le Parc National de Khao Yai, les gibbons se nourrissent de leurs fruits.
- Tableau 3 : Quelques espèces d'oiseaux présentes dans le Parc National de Khao Yai.
- Tableau 4 : Composition des trois groupes étudiés, B, R et J.
M : mâle, F : femelle, A : adulte, S : sub-adulte, J2 : juvénile 2, I : enfant.
- Tableau 5 : Historique du groupe B (Reichard *et al.*, 1998 ; Reichard & Sommer, 1997).
- Tableau 6 : Historique du groupe R (Reichard *et al.*, 1998 ; Reichard & Sommer, 1997).
- Tableau 7 : Historique du groupe J (Reichard *et al.*, 1998).
- Tableau 8 : Les comportements observés sur le terrain.
- Tableau 9 : Planning.
- Tableau 10 : Niveau de signification statistique entre les 3 mois de l'étude par activité et par individu ($p = 0,05$).
- Tableau 11 : Niveau de signification statistique de l'influence du sexe sur le budget d'activité.
 $F(1, 42) = 4,0847$ ($n = 48$; $p = 0,05$)
- Tableau 12 : Niveau de signification statistique de l'influence de la composition du groupe sur le budget d'activité.
 $F(2, 42) = 3,2317$ ($n = 48$; $p = 0,05$)
 $F(2, 42) = 5,1785$ ($n = 48$; $p = 0,01$)
- Tableau 13 : Niveau de signification statistique de la comparaison des trois adultes du groupe J.
 $F(2, 21) = 3,4668$ ($n = 24$; $p = 0,05$)
 $F(2, 21) = 5,7804$ ($n = 24$; $p = 0,01$)
- Tableau 14 : Niveau de signification statistique de l'influence du sexe sur la vigilance.
 $F(1, 42) = 4,0847$ ($n = 48$; $p = 0,05$)
- Tableau 15 : Niveau de signification statistique de l'influence de la composition du groupe sur la vigilance.
 $F(2, 42) = 5,1785$ ($n = 48$; $p = 0,01$)
- Tableau 16 : Niveau de signification statistique de la variation individuelle de la vigilance dans les groupes.
 $F(1, 14) = 4,6001$ ($n = 16$; $p = 0,05$) pour B et R
 $F(2, 21) = 5,7804$ ($n = 24$; $p = 0,01$) pour J
- Tableau 17 : Niveau de signification statistique de l'influence de l'activité en cours sur la vigilance.
 $F(2, 18) = 6,0129$ ($n = 21$; $p = 0,01$)
- Tableau 18 : Niveau de signification statistique de l'influence de la végétation sur la vigilance.
 $\chi^2(\text{dl } 2) = 5,99$ ($p = 0,05$)
 $\chi^2(\text{dl } 1) = 3,84$ ($p = 0,05$)
- Tableau 19 : Niveau de signification statistique de l'influence de la position dans la canopée sur la vigilance.
 $\chi^2(\text{dl } 2) = 5,99$ ($p = 0,05$)
 $\chi^2(\text{dl } 1) = 3,84$ ($p = 0,05$)

Introduction



1. Les primates

1.1. Introduction

Les premiers singes sont apparus il y a quelque 70 millions d'années et ont évolué en divers groupes. Les primates d'aujourd'hui se rangent en quatre groupes principaux : les Prosimii (les primates relativement primitifs), les Platyrrhini (les singes du Nouveau Monde), les Catarrhini (les singes de l'Ancien Monde) et les Hominoidea (les grands singes et les hommes). D'après les fossiles, il semble que les primates de l'Ancien Monde et ceux du Nouveau Monde aient divergé il y a environ 40 millions d'années, et que les Hominoidea se soient séparés des singes de l'Ancien Monde il y a quelque 20 millions d'années.

Les prosimiens modernes sont maintenant confinés dans des zones isolées (ex. Madagascar) ou dans des niches nocturnes ; les singes du Nouveau Monde ont évolué en Amérique du Sud et ceux de l'Ancien Monde, en Afrique (McFarland, 2001).

Les prosimiens - ce mot signifie « avant les singes » - sont considérés comme plus primitifs que les autres primates à cause de caractéristiques anatomiques présentes chez d'autres mammifères mais pas chez les primates anthropoïdes. On retrouve par exemple, le tapetum chez tous les prosimiens, les tarsiers exceptés ; c'est une couche dans la rétine de l'œil qui reflète la lumière et favorise la vision nocturne, comme chez les chats et d'autres mammifères nocturnes. Les prosimiens ont aussi un rhinarium humide (également présent chez les chiens), une structure de nez qui favorise la perception des odeurs. Quelques aspects du système reproducteur des prosimiens diffèrent aussi de ceux des primates anthropoïdes. Par exemple, les prosimiens ont un utérus de forme bicornue et un placenta épithéliochoiral : l'épithélium de l'endomètre et le chorion sont juxtaposés. Beaucoup de prosimiens possèdent au moins quatre mamelles et ont des portées de plusieurs petits plutôt que d'un seul (Rowe, 1996).

Les lémuriformes sont insectivores, frugivores, folivores et carnivores, diurnes ou nocturnes suivant les espèces. Les Lemuroidea vivent uniquement sur l'île de Madagascar ; ils possèdent une longue queue et ont une vision nocturne bien que beaucoup d'espèces soient diurnes. Les Loroidea, qui se situent géographiquement en Afrique et en Asie du sud-est, sont très petits (2 kg) et nocturnes (Rowe, 1996).

Les tarsiformes sont insectivores et carnivores, nocturnes et arboricoles ; ils sont très petits (100-150g) ; géographiquement, ils se situent en Indonésie et dans les Philippines. Il n'y a qu'une seule famille, Tarsiidae, et un seul genre, Tarsius (Rowe, 1996).

Les anthropoïdes possèdent des caractéristiques distinctes des prosimiens : ils ont une solide mâchoire et comptent plus sur la vue que sur l'odorat ; ils ont tous une vision stéréoscopique en couleur (Rowe, 1996).

Les platyrrhiniens (les singes du Nouveau Monde) vivent en Amérique du Sud et en Amérique Centrale. Leurs narines sont rondes, leurs mains fines et habiles ; ils se nourrissent de fruits, de nectar, de feuilles ou d'insectes (Rowe, 1996).

Les Callithrichidae sont petits (1kg), tous diurnes et arboricoles ; ils ne possèdent pas de queue préhensile ; ils ont 32 dents, ce qui les différencie des Cebidae, qui en ont 36 (Rowe, 1996).

Les Cebidae sont diurnes et arboricoles, sauf le genre Aotus, qui est nocturne. Certains genres possèdent une queue préhensile (Rowe, 1996).

Les catarrhiniens (les singes de l'Ancien Monde) se trouvent en Asie et en Afrique. Leurs narines sont étroites, leurs mains larges ; ils sont diurnes, terrestres et/ou arboricoles ; ils se nourrissent de fruits, d'insectes, de fleurs, de feuilles et parfois de proies animales (Rowe, 1996).

Les Cercopithecoidea possèdent ou non une queue (Rowe, 1996).

Les Hominoidea, communément appelés grands singes, sont caractérisés par l'absence de queue, un corps généralement de grande taille et une tendance à se tenir debout ; ils ont un cerveau plus développé que les autres primates par rapport à la taille de leur corps. (Rowe, 1996).

Les orangs-outans (Fig. 1), appartenant à la famille des Pongidae, vivent en Indonésie. Ils se nourrissent de fruits, de feuilles, de fleurs et parfois de petits animaux ; ils sont diurnes, arboricoles et sont les primates les plus solitaires (Rowe, 1996).

Les gorilles et les chimpanzés (Fig. 1), appartenant à la famille des Hominidae, vivent en Afrique Centrale. Les gorilles se nourrissent de feuilles, de racines, de tiges et de fruits et sont diurnes et terrestres. Les chimpanzés se nourrissent de fruits, de feuilles, d'herbes terrestres, de miel, de racines et de proies animales ; ils sont diurnes, terrestres et arboricoles (Rowe, 1996).

Les gibbons appartiennent au sous-ordre des Anthropoidea, à la super-famille des Hominoidea et à la famille des Hylobatidae. Cette espèce fait donc partie des grands singes, les primates les plus proches de l'homme. Nous avons choisi d'étudier le gibbon à mains blanches, *Hylobates lar* (Fig. 1) mais nous évoquerons aussi du gibbon à casque, *Hylobates Pileatus* (Fig. 1), présents dans le Parc National de Khao Yai. Ils vivent en Asie du Sud-Est. Ils se nourrissent de fruits, de feuilles, de fleurs et parfois d'insectes. Ils sont diurnes et arboricoles (Rowe, 1996).



Figure 1 : Taxonomie, la super-famille des Hominoidea.

1. Le gibbon à mains blanches (*Hylobates lar*),
2. Le gibbon à casque (*Hylobates pileatus*),
3. Le gorille des plaines de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*),
4. L'orang-outan de Sumatra (*Pongo abelii*),

Taxonomie (d'après Rowe, 1996) :

Sous-ordre

Infra-ordre

Super-famille

Famille

Espèce

Prosimii

Lemuriformes

Lemuroidea

Cheirogaleidae

Megaladapidae

Lemuridae

Indriidae

Daubentoniidae

Loroidea

Loridae

Galagonidae

Tarsiiformes

Tarsioidea

Tarsiidae

Anthropoidea

Platyrrhini

Ceboidea

Callithrichidae

Cebidae

Catarrhini

Cercopithecoidea

Cercopithecidae

Hominoidea

Hylobatidae

Hylobates hoolock (gibbon à front blanc)

Hylobates agilis (gibbon à mains noires)

Hylobates klossii (gibbon de Kloss)

Hylobates lar (gibbon à mains blanches)

Hylobates moloch (gibbon argenté de Javan)

Hylobates muelleri (gibbon gris de Mueller de Borneo)

Hylobates pileatus (gibbon à casque)

Hylobates concolor (gibbon noir)

Hylobates gabriellae (gibbon aux joues dorées)

Hylobates leucogenys (gibbon chinois aux joues dorées)

Hylobates syndactylus (siamang)

Pongidae

Pongo abelii (orang-outan de Sumatra)

Pongo pygmaeus (orang-outan de Bornéo)

Hominidae

Gorilla gorilla beringei (gorille des montagnes)

Gorilla gorilla gorilla (gorille des plaines de l'Ouest)

Gorilla gorilla graueri (gorille des plaines de l'Est)

Pan paniscus (bonobo)

Pan troglodytes (chimpanzee)

Homo sapiens (homme)

1.2. Le gibbon

1.2.1. Les caractéristiques de *Hylobates lar*

Les gibbons à mains blanches, comme tous les Hylobatidae, se trouvent en Asie du Sud-Est (Chine, Thaïlande, Laos, Sumatra, Malaisie et Birmanie) (Rowe, 1996).

Les gibbons à mains blanches ont une couronne blanche sur la figure et ont les mains et les pieds blancs. La couleur du pelage varie du beige au noir (Fig. 2) et du brun foncé au roux. Mâles et femelles adultes atteignent une taille de 420-585 mm et un poids de 4,4-7,6 kg. Ils vivent en forêt tropicale persistante décidue et humide, en plaine ou en montagne. Leur alimentation se compose surtout de fruits et de feuilles mais aussi d'insectes, de fleurs, de tiges et de racines (Rowe, 1996).

Les étapes du développement sont : enfant 0-24 mois, juvénile 24-54 mois, sub-adulte 54-72 mois, maturité sexuelle ♀ 108 mois – ♂ 78 mois, cycle en oestrus 27 jours, gestation 205 jours, âge de la première naissance 112 mois, intervalle de naissance 30 mois et durée de vie 44 ans (Rowe, 1996).

Les gibbons se déplacent par brachiation, c'est-à-dire qu'ils se déplacent en se suspendant aux branches ; lorsqu'ils marchent sur deux pieds, les bras sont levés au-dessus de la tête. Ils sont considérés comme des espèces monogames et territoriales. Ils vivent en petits groupes familiaux de 2 à 6 membres (Carpenter, 1940 ; McCann, 1933). Les femelles donnent naissance à un enfant tous les trois ans environ, et dès que l'enfant devient indépendant vers 2 ans, elles entrent dans un cycle de plusieurs jours avant de retomber enceinte (Leighton, 1987).

Ces primates sont diurnes et arboricoles. Le mâle défend son territoire des autres mâles ; la femelle éloigne les autres femelles. Ils sont partiellement sympatriques avec les siamangs (*H. syndactylus*), les gibbons à casque (*H. pileatus*) et les gibbons à mains noires (*H. agilis*). L'hybridation peut exister entre ces deux dernières espèces et les gibbons à mains blanches. Ils entrent parfois en compétition avec les macaques à queue de cochon (*Macaca nemestrina*) pour la nourriture. Ils émettent des chants en duo : la femelle commence et le mâle lui succède. Ils peuvent chanter plus d'une fois par jour (Rowe, 1996).



Figure 2 : La couleur du pelage du gibbon peut être beige ou noire.

1.2.2. La monogamie

Il existe différentes structures sociales : la monogamie (1M, 1F), la polygynie (1M, >1F), la polygamie (>1M, >1F), et la polyandrie (>1M, 1F) (Reichard & Sommer, 2000). Les systèmes monogames se retrouvent chez 3% des mammifères seulement (Rutberg, 1983). Par contre, la proportion des primates monogames est relativement élevée : elle représente 15% des espèces (Reichard, 1995).

L'organisation sociale est considérée comme une réponse évolutive aux pressions de sélection. Puisque l'organisation sociale est caractéristique d'un groupe, il faut la considérer comme le résultat de trois exigences : les stratégies que les individus utilisent pour obtenir de la nourriture, éviter les prédateurs et se reproduire. La compétition pour la nourriture détermine en principe le nombre de femelles qui peuvent cohabiter, ce qui détermine en retour les stratégies compétitives des mâles (van Schaik & van Hooff, 1983). La pression de prédation est aussi un facteur qui influence la structure sociale : plus les groupes sont grands, plus le risque lié à la prédation diminue car le prédateur sera plus vite découvert (van Schaik *et al.*, 1983). Les espèces plus grandes, qui sont facilement repérables par un prédateur aussi bien le jour que la nuit, ont tendance à dormir dans des endroits difficilement accessibles aux prédateurs (très haut dans les arbres ou sur une falaise). C'est donc l'équilibre entre la compétition alimentaire et la pression de prédation qui détermine la taille optimale des groupes. Différentes populations d'une espèce peuvent avoir des tailles de groupe optimales différentes selon la variation de la distribution de la nourriture et de la pression de prédation principalement et, dans une même population, la taille optimale du groupe peut changer avec le temps (van Schaik & van Hooff, 1983). Par exemple, les orangs-outans sont généralement solitaires, mais ils peuvent vivre en groupe pendant des périodes occasionnelles où la nourriture (fruits) est abondante (Wrangham, 1977).

La monogamie existe soit lorsque les animaux sont protégés des prédateurs, soit lorsqu'il n'y a pas de prédateurs, soit parce que la pression de prédation est faible et la compétition pour la nourriture très élevée. La monogamie existe chez les Prosimiens (quelques Lemuridae et Indriidae), les singes du Nouveau Monde (beaucoup de Callitrichidae, quelques Cebidae), les singes de l'Ancien Monde (2 espèces de Colobinae) et les grands singes (tous les gibbons). Chez les singes de l'Ancien Monde (Afrique, Asie), les espèces monogames se sont développées là où l'association nourriture-prédation a favorisé la formation de petits groupes. Par contre, chez les singes diurnes du Nouveau Monde (Amérique), c'est l'investissement parental qui est la cause de cet accouplement monogame (van Schaik & van Hooff, 1983).

La monogamie des Hylobatidae s'explique par leur faible vulnérabilité à la prédation et celle plus élevée à la compétition. Ces brachiateurs agiles utilisent les strates les plus hautes de la forêt et sont très rapides. Comme la distance à laquelle les primates détectent la présence de prédateurs dépend non seulement de la taille de leur groupe, mais aussi de la densité de la végétation (van Schaik *et al.*, 1983), ils détectent des prédateurs à de grandes distances, comparées à la taille de leur groupe, en vivant dans les plus hauts étages de la forêt. Les gibbons peuvent donc atteindre un degré de sécurité que les autres espèces ne peuvent qu'atteindre à l'intérieur de groupes beaucoup plus grands (la sécurité est liée à la hauteur dans la canopée). Parson & Taylor ont montré que la brachiation, le mode de déplacement des Hylobatidae entre les arbres, implique une plus grande dépense d'énergie que la locomotion bipède ou quadrupède (Parson & Taylor, 1977). Il y a ainsi un compromis entre la recherche de nourriture et la dépense d'énergie qui lui est liée. Le regroupement monogame vise donc à limiter les coûts liés à la compétition pour la nourriture (van Schaik & van Hooff, 1983).

1.2.3. L'absence de groupes multi-femelles

Les systèmes sociaux des primates sont structurés par la distribution spatio-temporelle des femelles fertiles (Dunbar, 1988). La reproduction des femelles est limitée par la nourriture et la compétition pour la nourriture influence la structure sociale (Reichard & Sommer, 2000). Les femelles ne forment pas de groupes multi-femelles à moins que les coalitions entre femelles assurent en moyenne plus de nourriture pour tous les membres (Wrangham, 1979), et/ou que la pression de prédation soit si élevée que les femelles puissent tirer avantage d'un regroupement (Alexander, 1974 ; van Schaik, 1983). Les Hylobatidae sont extrêmement sélectifs dans le choix de la nourriture, qui se compose surtout de fruits mûrs (Raemaekers & Chivers, 1986). Cette alimentation se distribue de manière égale dans les zones d'habitat des gibbons, ce qui explique le caractère non grégaire des femelles (Reichard & Sommer, 2000).

Les gibbons se retrouvent pourtant face à un risque de prédation non négligeable mais les coûts de la compétition femelle-femelle dépasseraient les bénéfices de ces regroupements contre la prédation (Reichard & Sommer, 2000). De plus, les mâles ne s'associent sans doute pas avec les femelles de manière assez permanente pour les protéger des prédateurs (Dunbar, 1988). Les femelles ne peuvent pas compter, par exemple, sur la vigilance du mâle lors de rencontres de groupes car les mâles sont souvent loin (Reichard & Sommer, 1997).

1.2.4. L'infanticide et les associations mâle-femelle permanentes

Un mâle nomade hautement compétitif pourrait se reproduire avec plusieurs femelles fertiles et probablement augmenter son succès reproductif. Il y a pourtant quelques contraintes à une telle option. Premièrement, la compétition entre mâles augmenterait la sélection des mâles les plus forts. Deuxièmement, les femelles de Khao Yai semblent être synchronisées

dans leur fertilité car 75% des naissances ont lieu entre octobre et décembre ; il est donc difficile de monopoliser les femelles dispersées spatialement et synchronisées pour la reproduction. Troisièmement, les mâles nomades seraient incapables de protéger leur progéniture de l'infanticide commis par ses rivaux (Reichard & Sommer, 2000).

L'infanticide serait le résultat d'une invasion temporaire d'un mâle voisin ou d'un remplacement du mâle du couple. Tuer un enfant peut être avantageux pour plusieurs raisons. Ce sera bénéfique pour un mâle si cela augmente la probabilité que le prochain enfant de la mère victime vienne de lui. La mort d'un enfant non-sevré raccourcira la période d'infertilité de la mère associée à la maternité ou à l'allaitement. La mort d'un enfant sevré pourrait aussi être bénéfique à la progéniture future du tueur en écourtant les investissements maternels dans la progéniture d'un autre mâle. Tuer un enfant plus vieux réduirait la compétition avec ses propres jeunes pour la nourriture, pour les arbres dorts sécurisants ou pour la reproduction (Reichard & Sommer, 2000).

1.2.5. La monogamie remise en question

Les observations des caractéristiques reproductives des gibbons tels que des signes externes de l'ovulation, la taille modérée des testicules et la présence de copulations extra-paires suggèrent un comportement d'accouplement plus flexible ; il ne s'agit donc pas obligatoirement d'un système de reproduction monogame (Reichard, 1995).

A Khao Yai, les couples ne sont pas uniquement monogames ; les copulations extra-paires représentent 12% des copulations observées chez une femelle. Les copulations extra-paires peuvent augmenter les chances d'un mâle d'avoir une progéniture plus abondante mais il doit aussi réduire le temps consacré à la protection du couple pour chercher une autre femelle ; il doit donc trouver un compromis entre la poursuite des copulations extra-paires et la nécessité d'assurer son rôle de père auprès de la progéniture de sa partenaire de couple (Reichard & Sommer, 2000). A Khao Yai, ce sont plus les gibbons mâles qui poursuivent les femelles que l'inverse (Reichard & Sommer, 1997). La monogamie existe, mais certainement pas dans tous les groupes. Seules des analyses d'ADN peuvent révéler les liens de parenté. Le regroupement monogame est une exception car il y a rarement des zones libres laissées aux individus célibataires, ils doivent donc s'insérer dans un groupe déjà établi, ce qui va mener à l'expulsion des résidents ou à la formation de groupes polyandres ou polygynes (Reichard & Sommer, 2000).

Il existe cependant des groupes polyandres dans le parc de Khao Yai. Trois groupes contiennent deux mâles adultes ayant des âges différents et une femelle adulte. Un premier mâle a immigré dans un groupe et est entré en compétition pour l'accès à la femelle avec le résident plus vieux. Le nouveau mâle chante en duo avec la femelle qui s'accouple avec les deux mâles. Ce groupe est resté polyandre pendant trois ans, puis le vieux mâle a émigré et formé un autre groupe polyandre. L'introduction d'un mâle pourrait peut-être raccourcir les intervalles de naissance, mais aussi augmenter la compétition pour la nourriture. Les femelles gibbons à mains blanches ont prioritairement accès aux sites d'alimentation (Reichard & Sommer, 1997), la présence d'un petit nécessitant un besoin accru en nourriture pour la femelle. Comme celle-ci se nourrit en premier, la présence d'un mâle supplémentaire ne diminue pas ses apports en nourriture (Reichard & Sommer, 2000).

Nous retrouvons aussi quelques groupes polygynes. Un groupe est formé d'une femelle gibbon à mains blanches, d'une femelle gibbon à casque (*Hylobates pileatus*) et d'un mâle gibbon à mains blanches. Les gibbons à mains blanches et à casque se reproduisent régulièrement à Khao Yai (Brockelman & Gittins, 1984). Quatre trios mixtes composés d'un mâle (mains blanches, casque ou hybrides) et de deux femelles (mains blanches et casque ; mains blanches et hybride) ont été observés dans la zone de contact entre les deux espèces. Un

cas de groupe polygyne au sein de la même espèce a été observé au parc de Khao Yai en 1998-99. La formation de groupes polygynes à espèces mixtes est plus courante que celle de groupes polygynes de même espèce, car les individus d'espèces différentes exploitent des ressources différentes, ce qui diminue donc la compétition (Reichard & Sommer, 2000).

En conclusion, les gibbons à Khao Yai suivent une variété d'options sociales. Le système social des gibbons est flexible aussi bien pour le respect du regroupement, que pour le respect des comportements d'accouplement et de reproduction. La majorité des groupes sont composés d'un seul mâle adulte et d'un seul femelle adulte (regroupement monogame) mais certains présentent deux mâles adultes non-apparentés (regroupement polyandre). Le changement de partenaire est si fréquent que le regroupement monogame est au mieux épisodique, et la monogamie à vie n'existe peut-être pas (Reichard & Sommer, 2000).

1.2.6. La territorialité

Les espèces territoriales comme les gibbons, les tamarins, les marmousets et les singes titi, défendent leur territoire par des vocalisations, des parades, des poursuites et des attaques. Ces défenses ont lieu à la limite des territoires (Cheney, 1987). La territorialité chez les gibbons se manifeste surtout au travers de séances de chant matinales et de rencontres avec les groupes voisins aux limites du territoire. Cette territorialité est aussi renforcée par un comportement agressif envers tout intrus solitaire et par l'exclusion progressive des jeunes matures du territoire (Leighton, 1987). Les gibbons n'utilisent pas leur territoire de façon régulière, mais ont tendance à en visiter tous les secteurs tous les 2-3 jours (Leighton, 1987). *Hylobates lar* et *H. agilis* prennent normalement 2 à 3 jours pour couvrir leur domaine complètement, alors que *H. syndactylus* y met 6 jours (Gittins & Raemaekers, 1980).

Les gibbons sont cités comme des espèces territoriales or, à Khao Yai, les gibbons montrent tous les comportements attribués à des espèces non territoriales (Reichard & Sommer, 2000). Les femelles adultes sollicitent sexuellement les mâles d'autres groupes, les mâles tentent de se reproduire avec les femelles d'autres groupes, et les jeunes de différents groupes voisins jouent ensemble quand ils se trouvent à proximité. Les chevauchements des domaines vitaux sont particulièrement interpellants. Tous les groupes ont 5 ou 6 voisins et des chevauchements existent avec chacun. Soit le terme *territoire* ne s'applique pas aux gibbons, soit le territoire ne correspond pas au domaine vital (Reichard & Sommer, 2000).

1.2.7. Le chant

Les gibbons ont des chants propres à l'espèce (sauf *H. hoolock*) et au sexe, qui peuvent être entendus sur une distance de plus de 1 km (Leighton, 1987). Les mâles et femelles chantent en duo de 7:00 à 10:00. Ces duos commencent par une phase d'échauffement individuel suivie d'une vocalisation puissante de la femelle et d'une réplique du mâle, la séquence peut être répétée ou pas (Reichard & Sommer, 2000). Ils commencent spontanément ou en réponse aux chants d'autres groupes et, en moyenne, ils durent 15 minutes. Les chants sont moins fréquents les jours pluvieux ou venteux ou les jours suivant une nuit de pluie (Leighton, 1987). Ces duos joueraient un rôle dans la défense du territoire. Pourtant, une telle stratégie est imparfaite, car un groupe qui lance des appels signale sa position approximative, ce qui permet aux rivaux voisins de se rendre librement dans les parties du territoire où il n'y a pas de chants. Les mâles de la plupart des espèces de gibbons chantent aussi en solo, typiquement à l'aube. A Khao Yai, les duos se transforment souvent en trios, car les jeunes accompagnent leurs parents. Il existe aussi des cas où une femelle célibataire émet un chant complet et où une femelle en couple avec un mâle chante en solo (Reichard & Sommer, 2000).

1.2.8. Le grooming

L'acte d'épouillage pourrait être défini comme l'action de peigner la fourrure avec les mains, d'écarter les poils, de saisir des particules entre les doigts et parfois de porter les doigts à la bouche. Le grooming a une fonction hygiénique et une fonction sociale. D'une part, il satisfait les besoins hygiéniques d'un individu, puisqu'il permet d'enlever les ectoparasites, les morceaux de peau et les débris (Barton, 1985), et, d'autre part, exercé par un autre individu du groupe, il peut aussi renforcer le lien entre deux individus, diminuer la tension présente dans le groupe, recruter des alliés lors de rencontres agonistes ou améliorer la cohésion du groupe (Seyfarth, 1977).

Les gibbons à mains blanches passent 5,2 % de leur période d'activité journalière, qui dure environ 10 heures (05:30-15:30), au toilettage (Reichard & Sommer, 1994). Le grooming chez les gibbons semble avoir une fonction primaire hygiénique. L'allogrooming met en jeu deux individus contrairement à l'autogrooming où un individu s'épouille seul. L'allogrooming possède donc une fonction sociale absente dans l'auto-grooming. Si l'allogrooming a surtout une fonction sociale (ex. renforcer le lien), il devrait être plus ou moins distribué sur tout le corps du partenaire, ce qui n'est pas le cas. Par contre, si l'allogrooming a une fonction hygiénique principalement, ce sont les zones susceptibles de recevoir le plus de parasites qui devraient recevoir le plus d'attention, et les zones faciles à nettoyer par autogrooming devraient recevoir peu ou pas d'allogrooming, ce qui a été observé au Parc de Khao Yai. En effet, les parties du corps faciles à nettoyer par autogrooming, comme le ventre, reçoivent significativement moins d'allogrooming et les zones du haut du corps, qui sont probablement plus infestées de parasites ou autres, reçoivent significativement plus d'allogrooming que le bas du corps (Reichard & Sommer, 1994).

1.3. La vigilance

1.3.1. La prédation et les cris d'alarme

Des études réalisées par Cheney & Seyfarth (1990) sur les singes vervets ont permis de dire que ceux-ci discriminent les prédateurs. Les singes vervets du Parc National d'Amboseli au Kenya poussent des cris d'alarme distincts en réponse à la présence d'au moins trois prédateurs différents : les léopards, les aigles et les serpents. Chaque cri d'alarme entraîne une réponse de fuite adaptée chez les autres vervets proches. Un aboiement fort est poussé comme cri d'alarme pour léopards (*Panthera pardus*) et autres espèces de chats comme les caracals (*Felis caracal*) et les servals (*Felis serval*). Quand les vervets au sol entendent le cri d'alarme pour léopards, ils courent dans les arbres, puisque les léopards à Amboseli chassent les singes au sol. Les vervets donnent un cri d'alarme différent, une toux brève à deux syllabes, en réponse à deux espèces d'aigles, l'aigle martial (*Polemaetus bellicosus*) et l'aigle couronné (*Stephanoaetus coronatus*). Les deux espèces semblent habiles pour attraper les singes dans les arbres ou au sol. Les vervets au sol répondent au cri d'alarme pour aigles en regardant en l'air ou en courant dans les buissons. Les vervets dans les arbres regardent aussi en l'air, et parfois, descendent de l'arbre pour se réfugier dans les buissons. Finalement, quand les vervets rencontrent un python (*Python sebae*) ou un serpent venimeux comme les mambas (*Dendroaspis* spp.) et les cobras (*Naja* spp.), ils émettent un troisième cri d'alarme distinct des deux autres. Les pythons chassent les singes au sol en se dissimulant dans les hautes herbes. La meilleure défense contre un python est d'être toujours conscient de sa position. Une fois que les vervets au sol ont entendu le cri d'alarme pour serpents, ils se dressent sur leurs pattes arrières et regardent attentivement dans l'herbe autour d'eux (Cheney & Seyfarth, 1990).

Des expériences de play-back ont permis de vérifier et d'appuyer ces résultats. Des enregistrements des cris d'alarme d'un vervet ont été diffusés en l'absence de prédateurs. Ces enregistrements ont produit deux types de réponses. En réponse aux trois alarmes, les sujets regardaient en direction du haut-parleur et balayaient des yeux la zone autour d'eux. Chaque type d'alarme entraînait les mêmes comportements qu'énoncés précédemment. Des différences de vocalisation entre sexes chez les adultes ont pu être observées dans quelques cas et pas dans d'autres. Les mâles et femelles adultes émettent des cris similaires pour les alarmes pour aigles et pour serpents ; par contre, les cris d'alarme pour léopards sont assez distincts. Les petits peuvent donner l'alarme des léopards alors qu'il s'agit d'autres mammifères, l'alarme des aigles pour de nombreux oiseaux et l'alarme des serpents pour divers objets qui en ont la forme. La classification des prédateurs s'affine avec l'âge, même si les jeunes naissent avec la capacité d'émettre les alarmes correctes (Cheney & Seyfarth, 1990).

Les vervets donnent aussi des alarmes pour des prédateurs mammifères tels que les chacals (*Canis mesomelas*), les hyènes (*Crocuta crocuta*), les lions (*Panthera leo*) et les guépards (*Acinonyx jubatus*). Dès que les vervets entendent cette alarme, ils deviennent tout de suite plus vigilants et suivent les déplacements du prédateur. Enfin, ils ont un cri d'alarme pour les hommes qui ne leur sont pas familiers, et un autre cri pour les babouins, qui les chassent parfois (Cheney & Seyfarth, 1990).

Les vervets sont capables de répondre aux cris d'autres espèces. A Amboseli, ils cohabitent avec un oiseau très coloré, le spréo superbe (*Spreo superbus*). Comme les vervets, cet oiseau émet des cris d'alarme différents selon le prédateur. Si des adultes vervets entendent le cri d'alarme pour prédateurs terrestres du spréo superbe, ils courent en direction des arbres ; s'ils entendent le cri d'alarme pour prédateurs aériens, ils regardent en l'air. Des expériences de play-back ont aussi été réalisées pour vérifier ces observations. Des

enregistrements de cris d'alarme du spréo superbe ont entraîné les mêmes résultats tandis que le chant de l'oiseau n'entraînait aucune réaction (Cheney & Seyfarth, 1990).

D'autres études de terrain ont montré que d'autres singes de l'Ancien Monde reconnaissent les cris de prédateurs aériens ; ces singes sont les espèces suivantes *Cercopithecus ascanius*, *Cercopithecus mitis*, *Colobus badius*, *Lepilemur* spp., *Hapalemur* spp., *Eulemur* spp., *Varecia* spp., *Avahi* spp., *Propithecus* spp., *Lemur catta* (Cheney & Seyfarth, 1990).

Une étude en captivité avec des marmousets de Geoffroy (*Callithrix geoffroyi*) montrent qu'ils adoptent des comportements anti-prédateurs lorsqu'ils entendent des cris de faucon (*Buteo jamaicensis*), prédateur, mais ont des comportements différents face aux cris du corbeau (*Corvus corax*), non-prédateur. Les comportements anti-prédateurs sont les suivants : un ou plusieurs marmousets d'un groupe émettent un bref cri d'alarme ; juste après, les membres du groupe cessent toute activité, se mettent rapidement à l'abri et attendent que le danger soit passé. La détection du prédateur chez ces Callithrichidae peut être favorisée par une vigilance visuelle très pointue, la présence de sentinelles et la sensibilité olfactive (Searcy & Caine, 2003).

D'autres espèces d'oiseaux ou de mammifères émettent également des cris d'alarme différents selon le prédateur. Des écureuils (genre *Spermophilus*) et des chiens de prairie (genre *Cynomys*) émettent des cris d'alarme différents en réponse à des prédateurs terrestres et aériens (Cheney & Seyfarth, 1990).

1.3.2. Les comportements de vigilance

En théorie, la prédation est la principale force de sélection des hominidés (Brain, 1981). Chez les primates actuels, les comportements tels que la défense active, la dissimulation, la vigilance, la fuite et les cris d'alarme ont été attribués, comme la vie en groupe, aux pressions sélectives de la prédation. Il est évident que les primates, comme les autres animaux, ont développé des façons de minimiser les risques face à la prédation (Isbell, 1994).

Le scanning visuel est une mesure adéquate de vigilance et sert à la détection de prédateurs (Caine, 1984). Mais il peut être multifonctionnel et servir aussi à la détection de congénères d'autres groupes (Caine & Marra, 1988). Le scanning visuel se définit comme des mouvements de la tête d'au moins 45° dans toutes les directions afin de balayer l'environnement des yeux (Koenig, 1998).

Les individus sont d'autant plus vigilants que le risque de prédation est élevé dans les zones exposées au sol, les branches exposées dans la canopée et à la périphérie du groupe (Cords, 1990).

Cords a étudié les singes bleus (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*). Leurs comportements de vigilance ont été notés lorsqu'ils se nourrissent, se reposent et s'épouillent. La vigilance a été mesurée par le nombre de fois qu'un sujet regarde vers le ciel (Cords, 1995). Une étude précédente a montré que la fréquence de regard vers le haut était inversement proportionnelle à la densité du feuillage environnant le sujet (Cords, 1990). Les taux de vigilance varient significativement parmi les différentes activités. En particulier, les singes s'épouillant montrent des taux significativement plus bas que les singes qui mangent ou se reposent. Cette diminution de la vigilance peut être expliquée par deux choses dans ce cas. Premièrement, les individus observés lors du grooming se trouvent dans des sites où la densité du feuillage est plus élevée que dans les sites où ils se nourrissent ou se reposent. Deuxièmement, le grooming a lieu à des périodes de la journée où les attaques d'aigle (leur

principal prédateur) sont moins probables. Ces résultats suggèrent que le grooming peut être coûteux pour ses praticiens car il diminue la protection contre les prédateurs (Cords, 1995).

Koenig a étudié les taux de scanning visuel et de vocalisations dans un groupe de marmousets captifs (*Callithrix jacchus*). Les marmousets réagissaient par des harcèlements au passage d'un chat domestique dans l'enclos, ce qui est une réponse commune des callithrichidés sauvages aux serpents, aux mustélidés et aux félins. Un chat empaillé pouvait alors servir à stimuler le comportement qui est typiquement obtenu lors d'une rencontre avec un prédateur naturel. Les taux de scanning étaient plus élevés après la présentation du chat empaillé. Le scanning visuel semble être chez les marmousets communs une mesure appropriée de la vigilance et semble servir de fonction de détection et d'évitement des prédateurs. Le haut taux de scanning était combiné au taux plus bas de vocalisations, ce qui suggère que les marmousets sont moins bruyants après la présentation du chat empaillé. Contrairement aux femelles, le scanning visuel des mâles adultes était affecté par la présentation du chat, ce qui indique que les mâles adultes dans un groupe semblent être plus responsables de la détection de prédateurs (Koenig, 1998).

Les types de stratégies anti-prédateurs existant chez les primates dépendent de leur taille relative à celle de leurs prédateurs (Cheney & Wrangham, 1987). Les petits primates peuvent se cacher ; les plus grands peuvent harceler les prédateurs, avec ou sans contact physique. Tous les primates, excepté le plus grand, *Gorilla gorilla*, dorment loin du sol dans des nids, des trous, des arbres ou sur une falaise. Dormir dans un arbre ou tout autre abri réduit indubitablement le risque face à des prédateurs strictement terrestres (Isbell, 1994).

Les primates sont parmi les animaux les plus sociaux : au moins 73% des espèces (94 des 129 connues) voyagent avec un ou plusieurs adultes de la même espèce (Wrangham, 1987). Le fait de vivre en groupe réduit le risque de prédation en augmentant la vigilance et la distance de fuite et en diminuant la probabilité qu'un individu soit tué par un prédateur (Alexander, 1974). Les individus vivant en groupe sont, vis-à-vis des prédateurs, moins vigilants que leurs congénères solitaires parce que le regroupement augmente la probabilité de détecter un prédateur (effet détection) et que le regroupement rend moins probable le fait d'être pris comme proie (effet dilution) (Dehn, 1990). Parmi les capucins à cape (*Cebus olivaceus*) et les vervets, par exemple, les grands groupes montrent des niveaux de vigilance plus élevés que les petits groupes (de Ruiter, 1986 ; Isbell & Young, 1993). Parmi les macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*), les grands groupes détectent l'homme, prédateur potentiel, plus tôt que les plus petits. Les grands groupes passent aussi plus de temps dans la strate basse de la canopée, où ils se retrouvent face à un risque plus grand de rencontrer des prédateurs terrestres, que dans les strates plus hautes de la canopée (van Schaik *et al.*, 1983).

1.3.3. La prédation chez les gibbons

Les prédateurs reconnus des gibbons sont la panthère nébuleuse (*Neofelis nebulosa*), le python réticulé (*Python reticulatus*), le chat marbré (*Felis marmorata*) et les rapaces, tels que l'aigle huppé (*Spizaetus cirrhatus*) (Fig. 3). Les gibbons discriminent ces prédateurs alors qu'ils n'émettent pas de cris d'alarme ou n'ont pas de comportements de harcèlement face à des animaux inoffensifs (par exemple, les macaques à queue de cochon, *Macaca nemestrina*, les binturongs, *Arctictis binturong*, les calaos, *Buceros bicornis*) (Reichard & Sommer, 2000). Les habitudes nocturnes semblent refléter des stratégies anti-prédatrices (Reichard, 1998). Les gibbons de Khao Yai entrent dans leur arbre dortoir environ 2-3 heures avant le crépuscule. Gittins a suggéré que le respect d'un tel horaire peut réduire la compétition alimentaire avec

d'autres primates (Gittins, 1980), mais il est plus probable que les gibbons essaient de cacher leur place de repos aux prédateurs tels que des chats, qui deviennent actifs la nuit tombée. De plus, les gibbons ne dorment pas en groupe dans un arbre, mais à des places individuelles, presque toujours dans des arbres différents, excepté pour les mères et les enfants. Ceci diminuer peut-être l'intensité des odeurs spécifiques des gibbons, susceptibles d'attirer les pythons, qui ont aussi plus de facilité pour les attraper la nuit (Reichard & Sommer, 2000). Les gibbons sélectionnent les plus hauts arbres disponibles (en moyenne 32m de hauteur) et s'installent en moyenne à une hauteur de 27m, bien au-dessus de l'ensemble de la canopée haute de 22-26m (Brockelman, 1998). Les arbres plus hauts sont probablement plus difficilement accessibles aux prédateurs rapides. Les femelles adultes ayant des petits et des jeunes semblent être plus conscientes de la sécurité, car elles choisissent des arbres plus grands et dorment plus haut que les sub-adultes et les mâles adultes. Les gibbons sont donc confrontés à un risque de prédation relativement élevé (Reichard & Sommer, 2000).



Figure 3 : Les prédateurs reconnus des gibbons (Reichard & Sommer, 2000) sont :

1. La panthère nébuleuse (*Neofelis nebulosa*),
2. L'aigle huppé (*Spizaetus cirrhatus*),
3. Le chat marbré (*Felis marmorata*),
4. Le python réticulé (*Python reticulatus*).

1.4. Les objectifs

Ce travail s'inscrit dans une étude de l'écologie générale du gibbon à mains blanches et se focalise sur les comportements de vigilance, en particulier dans le contexte de la prédation. Il s'agit donc, dans un premier temps, de définir ou de décrire les différents comportements anti-prédateurs présents chez les gibbons en milieu naturel et, dans un deuxième temps, de dresser le profil comportemental et calculer le budget d'activité pour chaque individu observé, afin de comparer les individus de sexe différent et les comportements des adultes dans les différents groupes. L'étude porte sur les adultes mâles et femelles, de trois groupes.

1.4.1. Les hypothèses principales

1. Le budget d'activité varie en fonction du sexe.
2. Le budget d'activité varie en fonction de la composition du groupe (nombre et âge des enfants et nombre d'adultes).
3. La vigilance varie en fonction du sexe.
4. La vigilance varie en fonction de la composition du groupe (nombre et âge des enfants).
5. La vigilance varie entre les individus au sein des groupes.

Les prédictions :

1. Les mâles se déplacent plus que les femelles. Lors de rencontres avec un autre groupe, il arrive que le mâle adulte s'éloigne de sa femelle.
2. Les gibbons se grooment plus longtemps lorsqu'il y a plus d'individus dans le groupe.
3. Les mâles sont plus vigilants que les femelles.
4. Les gibbons sont plus vigilants lorsqu'il y a plus d'enfants.
5. Le mâle est plus vigilant que la femelle de son groupe ; les individus sont moins vigilants lorsqu'il y a deux mâles.

1.4.2. Les hypothèses secondaires

La vigilance varie avec

6. l'activité en cours.
7. la densité de la végétation.
8. la position dans la canopée.
9. le moment de la journée.

2. Le milieu d'étude

2.1. La localisation géographique

Le site de l'étude est localisé en forêt tropicale humide primaire, dans le Parc National de Khao Yai situé en Thaïlande, à 730-870 m d'altitude. Le parc se situe à environ 200 km au nord-est de Bangkok et sa position géographique est la suivante : 101°22'E, 14°26'N. Khao Yai est le deuxième plus grand parc parmi les 139 parcs nationaux de Thaïlande ; il couvre 2168 km² et se répartit sur les territoires de 11 districts et 4 provinces : Sara Buri, Nakhon Ratchasima, Prachin Buri et Nakhon Nayok (Fig. 4, 5).

2.2. L'historique du parc

Khao Yai - ce qui signifie *la grande montagne* - fut le premier Parc National de Thaïlande, établi le 18 septembre 1962.

Une population de gibbons à mains blanches, située à l'ouest du « Headquarters » du parc, est étudiée par différents observateurs depuis 1978 (Reichard, 1995 ; Reichard, 1998 ; Reichard *et al.*, 1998 ; Reichard & Sommer, 1994 ; Reichard & Sommer, 1997 ; Reichard & Sommer, 2000).

Une étude à long terme de « Ecology Laboratory » (BIOTEC) sur l'écologie de la forêt tropicale, les gibbons et les oiseaux a débuté en 1980.

Une autre étude sur la nutrition des gibbons qui vise à comparer les territoires de 6 groupes de gibbons à mains blanches sur le site du Mo Singto est en cours.

Une étude sur la biodiversité de la forêt : l'écologie des gibbons et d'autres herbivores et leurs impacts sur la végétation forestière. Il s'agit aussi d'étudier l'écologie de petits oiseaux herbivores, notamment les bulbuls au Mo Singto, est également en cours.

2.3. Le climat

Le climat est tropical, c'est-à-dire qu'il est caractérisé par des températures et par un taux d'humidité élevés. La saison sèche s'étend de novembre à février, suivie de la saison chaude, de mars à avril, et enfin de la saison des pluies, de mai à octobre.

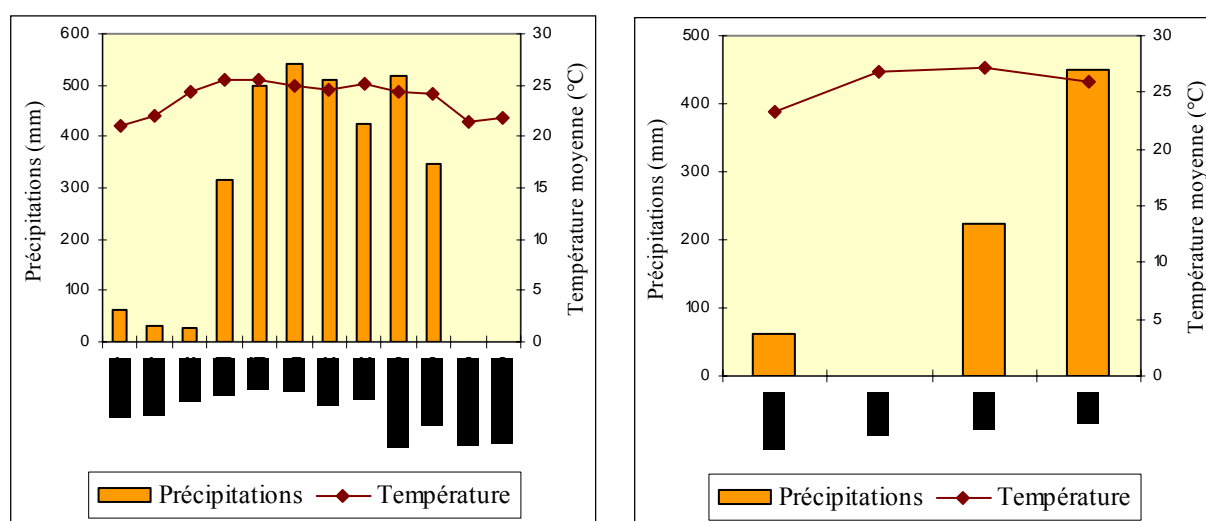


Figure 6 : Climat, températures moyennes et précipitations, au Parc National de Khao Yai en 2000 (Savini, August 2001 - January 2002) et durant les quatre mois de cette étude en 2004.



Figure 4 : Carte de la Thaïlande avec la position géographique du Parc National de Khao Yai.



Figure 5 : Carte routière. Localisation du Parc National de Khao Yai en Thaïlande.

2.4. Les caractéristiques physiques

Le parc comprend une grande diversité de végétation : il y a des sections de forêts tropicales à feuillage persistant et à feuillage semi-persistant, de forêts montagneuses à feuillage persistant et de forêts caduques. Il contient aussi plusieurs sommets d'environ 1000m d'altitude, dont le Khao Khieo (1351m). Le parc est aussi connu pour la hauteur et la profusion de ses chutes d'eau, dont la plus spectaculaire est celle de Haew Narok (80m).

2.5. La faune et la flore

La faune et la flore de Khao Yai sont très diversifiées. La faune comprend quelques espèces en danger telles que les éléphants, les gibbons, les tigres, les léopards et les sun bears (ours malais). Voici quelques espèces de mammifères (Tableau 1 ; Fig. 7), d'arbres (Tableau 2 ; Fig. 8) et d'oiseaux (Tableau 3 ; Fig. 9) présentes dans le parc.

Mammifères	
Le gaur	<i>Bos gaurus</i>
Le sambar	<i>Cervus unicolor</i>
Le cerf aboyeur	<i>Muntiacus muntjak</i>
Le cochon sauvage	<i>Sus scrofa</i>
Le porc-épic malais	<i>Hystrix brachyura</i>
Le binturong	<i>Arctictis binturong</i>
La panthère nébuleuse	<i>Neofelis nebulosa</i>
La grande civette des Indes	<i>Vierra zibetha</i>
L'écureuil noir géant	<i>Ratufa bicolor</i>
Le gibbon à mains blanches	<i>Hylobates lar</i>
Le gibbon à casque	<i>Hylobates pileatus</i>
Le macaque à queue de cochon	<i>Macaca nemestrina</i>
L'ours noir d'Asie	<i>Ursus thibetanus</i>
Le sun bear	<i>Ursus malayanus</i>
Le tigre	<i>Panthera tigris</i>
L'éléphant d'Asie	<i>Elephas maximus</i>

Tableau 1 : Quelques espèces de mammifères présentes dans le Parc National de Khao Yai (Srikosamatara & Hansel, 2000).

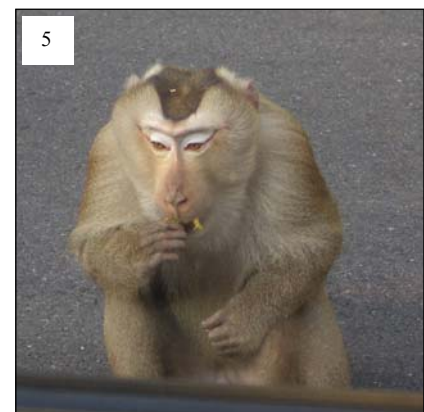


Figure 7 : Quelques espèces de mammifères présentes dans le Parc National de Khao Yai (Srikosamatarata & Hansel, 2000).

1. Le sambar (*Cervus unicolor*),
2. Le cerf aboyeur (*Muntiacus muntjak*),
3. Le porc-épic malais (*Hystrix brachyura*),
4. Le binturong (*Arctictis binturong*),
5. Le macaque à queue de cochon (*Macaca nemestrina*).

Arbres	
Les figuiers (23 espèces)	<i>Ficus sp.</i> <i>Polyanthia viridis</i> <i>Knema laurina</i> <i>Prunus javanica</i>
L'arbre à rambutan	<i>Nephelium melliferum</i> <i>Ercybe elliptilimba</i>

Tableau 2 : Quelques espèces d'arbres présentes dans le Parc National de Khao Yai, les gibbons se nourrissent de leurs fruits.

Oiseaux	
Le calao bicolore	<i>Buceros bicornis</i>
Le calao pie	<i>Anthracoceros albirostris</i>
Le bulbul à tête noire	<i>Pycnonotus melanicterus</i>
Le bulbul aux yeux gris	<i>Iole propinqua</i>
Le gobe-mouche des collines	<i>Cyornis banyumas</i>
L'akalat d'Abbott	<i>Malacocincla abbotti</i>
L'irène vierge	<i>Irena puella</i>
Le colombar à gros bec	<i>Treron curvirostra</i>

Tableau 3 : Quelques espèces d'oiseaux présentes dans le Parc National de Khao Yai.

Le gibbon *Hylobates lar* est présent et bien connu dans ce parc. La plupart des groupes présents dans la zone d'étude sont habitués à la présence des observateurs.

Ce projet est une contribution à l'étude de la socio-écologie du gibbon à mains blanches (*Hylobates lar*), qui est menée depuis 1980 dans le Parc National de Khao Yai (Thaïlande) par des chercheurs de l'Université de Bangkok, du Max Planck Institute et enfin de l'Université de Liège.

Le voyage réalisé dans le cadre du présent travail a été rendu possible grâce à l'intervention financière du Conseil Interuniversitaire de la Communauté française de Belgique – Commission de la Coopération Universitaire pour le Développement – Rue de Namur, 72-74, 1000 Bruxelles – www.ciuf.cfwb.be.

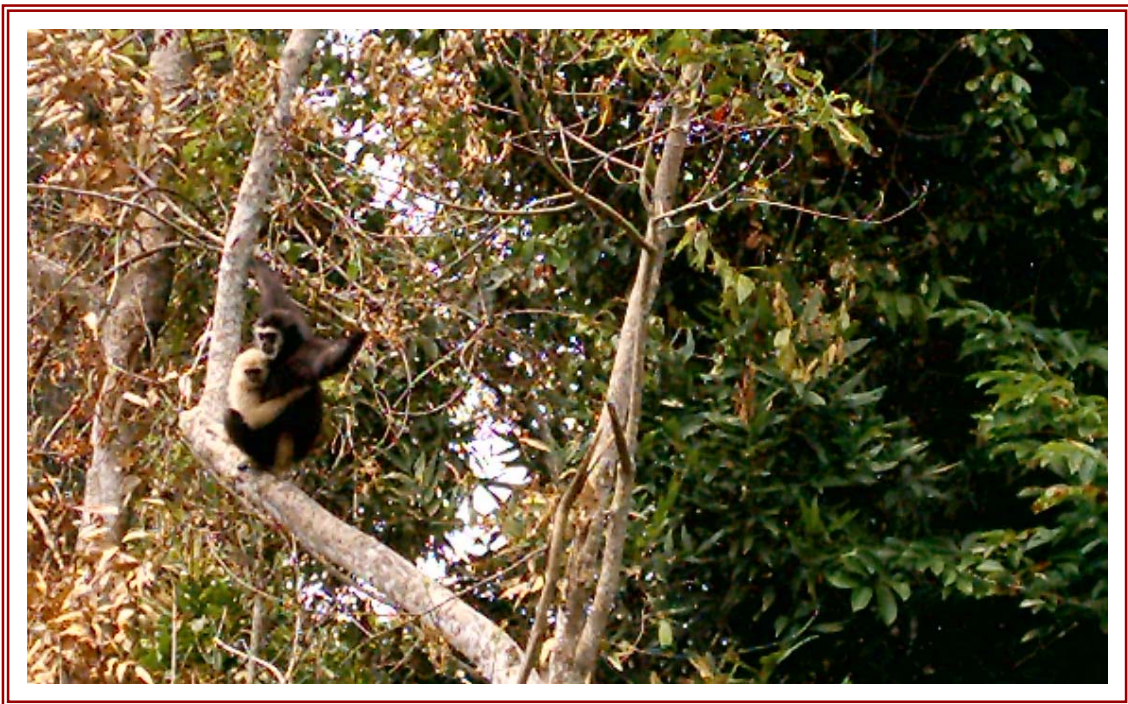


Figure 8 : Les fruits de quelques espèces d'arbres présentes au Parc National de Khao Yai.
 1. *Knema laurina*,
 2. *Nephelium melleiferum*.



Figure 9 : Quelques espèces d'oiseaux présentes dans le Parc national de Khao Yai.
 1. Le calao bicolore (*Buceros bicornis*),
 2. Le calao pie (*Anthracoceros albirostris*),
 3. L'akalat d'Abbott (*Malacocincla abbotti*),
 4. Le bulbul à tête noire (*Pycnonotus melanicterus*),
 5. L'irène vierge (*Irena puella*),
 6. Le colombar à gros bec (*Treron curvirostra*).

Matériel et Méthodes



1. Contexte de l'étude

Le site d'étude est localisé en forêt tropicale humide primaire dans le Parc National de Khao Yai situé en Thaïlande. Le parc est situé à environ 200 km au nord-est de Bangkok (101° 22' E, 14° 26' N). La ville la plus proche, Pakchong, se situe à environ 50 km de notre logement dans le parc. Nous nous y rendons facilement en faisant du stop jusqu'à l'entrée du parc, puis en prenant un des bus qui effectuent régulièrement les aller-retour entre Khao Yai et Pakchong. Notre logement (maison) situé au « Training Center » (Fig. 10) comprend 5 chambres pouvant loger jusqu'à 10 personnes, une salle de bain avec une douche et une petite machine à laver et une « cuisine » à l'extérieur. Un groupe d'assistants est employé afin de suivre régulièrement les gibbons. Ce groupe se compose de Chaleam, Adt, Surasak, Sombad et Tdai, qui se répartissent plus ou moins les différents groupes étudiés. Les journées s'organisent comme suit : départ soit à 4:30 (si nous connaissons l'arbre dortoir du groupe suivi) en mobylette ou en voiture, soit à 5:30 (si nous ne connaissons pas l'arbre dortoir du groupe suivi), l'organisation des équipes (2 personnes par mobylette) au matin est fonction des groupes que nous suivons (3 entrées en forêt différentes) ; chacun part ensuite, individuellement, sur le territoire de son groupe pour toute la journée ; au soir, nous rentrons en stop jusqu'au « Training Center ».

2. Sujets et situation des territoires

Trois groupes de gibbons à mains blanches ont été suivis : B, R et J. Le territoire du groupe B se situe entre le réservoir du Mo Singto et le « Headquarters » du parc (Fig. 10). Le territoire du groupe R s'étend entre la rivière Takhong et la route 2090 au Wang Jumpee (Fig. 10). Et le territoire du groupe J se trouve plus profondément dans la forêt, à environ 45 minutes à pied au nord-ouest du réservoir du Mo Singto (Fig. 10). Le territoire du groupe B a une superficie de 21,5 ha (Reichard & Sommer, 1997), celui du groupe R, de 14 ha et du groupe J, d'environ 25 ha. La composition de ces groupes est variée :

	Nom	Sexe	Catégorie	Couleur
B	Chet	M	A	Beige
	Bridget	F	A	Noire
	Bua	M	J2	Beige
R	Elias	M	A	Noire
	Brit	F	A	Noire
	Rooster	M	S	Beige
	Rung	F	S	Noire
	Rak	?	I	Beige
J	Joe	M	A	Noire
	Frodo	M	A	Beige
	Jenna	F	A	Beige
	Jojo	F	J2	Beige
	Infant	?	I	Noire

Tableau 4 : Composition des trois groupes étudiés, B, R et J.
M : mâle, F : femelle, A : adulte, S : sub-adulte, J2 : juvénile 2, I : enfant.

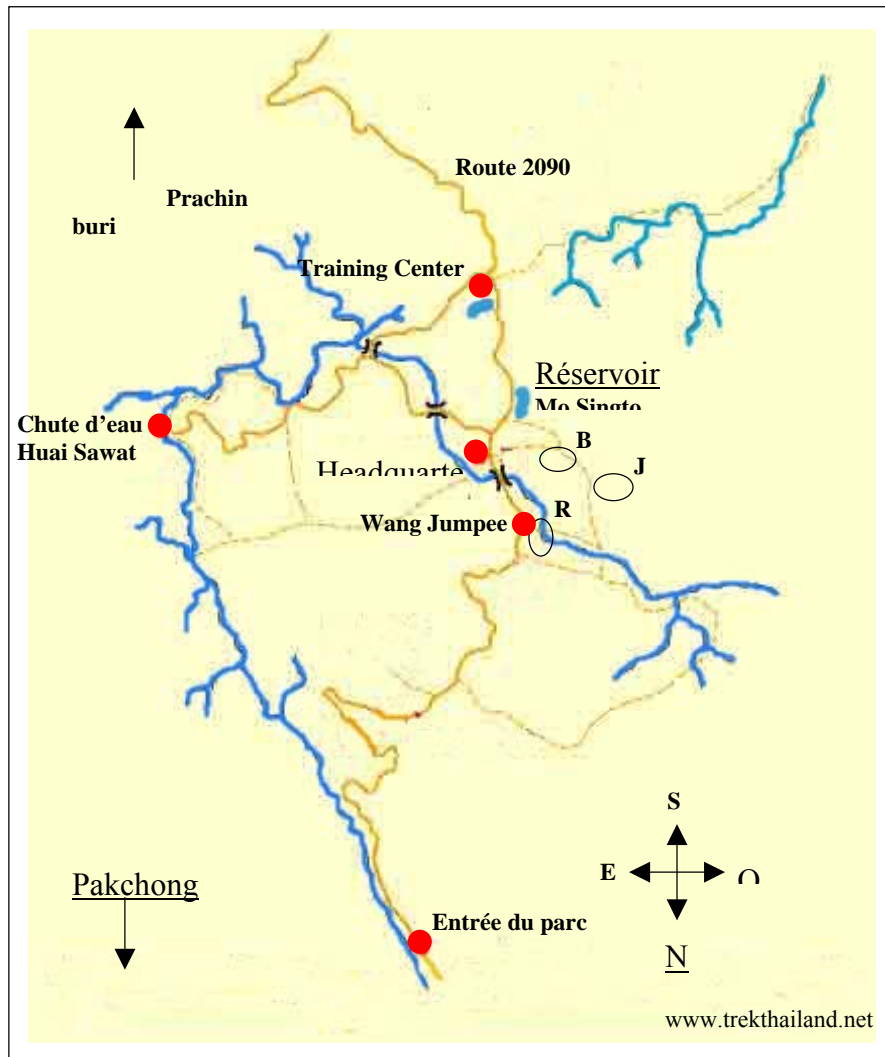


Figure 10 : Plan du Parc National de Khao Yai et situation géographique des territoires B, R et J (carte modifiée).

Classes d'âges :

- a. 0-2 ans, *enfant* : porté par la mère pendant les déplacements (Reichard *et al.*, 1998).
- b. 2-5 ans, *juvénile 1* : indépendant mais de petite taille, tendance à suivre la mère (Reichard *et al.*, 1998).
- c. 5-8 ans, *juvénile 2* ou adolescent : grand juvénile mais pas assez adulte (Reichard *et al.*, 1998).
- d. 8 ans-dispersé, *sub-adulte* : adulte mais toujours dans le territoire des parents ou des « beaux-parents » ; le mâle chante en solo près des limites du territoire (Reichard *et al.*, 1998).
- e. *Adulte* : en couple avec un territoire, chants en duo (Reichard *et al.*, 1998).

Tous les individus ont été individuellement reconnus. Les caractéristiques qui nous permettent de reconnaître chaque individu sont :

- la couleur du pelage,
- la taille des individus (les mâles sont plus imposants que les femelles, les adultes sont plus grands que les juvéniles),
- les organes génitaux (visibles uniquement chez les adultes),
- la présence, chez les femelles ayant un enfant, de mamelles développées,
- la forme de la couronne blanche autour du visage (pour les individus noirs),
- la forme du visage,
- l'expression du visage et du regard.

3. Historique et choix des groupes

Les groupes B et R font partie des premiers groupes qui ont été habitués à l'homme ; leur histoire est donc connue. Par contre, le groupe J a été habitué à l'homme en 2003 ; nous avons donc peu d'informations sur son histoire avant cette année (Tableaux 5, 6, 7).

Ces groupes ont été sélectionnés pour l'adéquation de leur composition aux objectifs de ma recherche. Il était intéressant d'avoir des groupes de composition différente, en terme d'enfants et de formation de couple, afin de pouvoir comparer la vigilance en fonction de la composition. Le groupe B ne possède qu'un seul enfant et est monogame. En comparaison, le groupe R, également monogame, possède plusieurs enfants. La vigilance des adultes de ces deux groupes pourra être comparée en fonction du nombre d'enfants. Le groupe J est polyandre, la vigilance pourra être comparée avec les autres groupes en fonction de la présence ou non de deux mâles. Le groupe J possède aussi deux enfants dont un bébé de quelques mois. De plus, c'est le groupe où les observateurs ont eu le moins d'impact, puisqu'il a été récemment habitué (2003). Il est aussi le plus éloigné des autres groupes étudiés au Mo Singto ; nous supposons donc que l'influence des prédateurs peut être plus forte car la fréquence naturelle de contact avec les prédateurs peut être plus élevée. Ce niveau élevé de la présence de prédateurs devrait entraîner une augmentation de la vigilance. C'est pour cette raison que j'ai suivi le groupe J en particulier et non l'un des trois autres groupes polyandres (A, D et T). Les groupes R et B font partie des premiers groupes habitués à l'homme ; nous pourrions donc vérifier si le taux de vigilance y est moins élevé que dans le groupe J.

Une habitude consiste à suivre un groupe d'individus chaque jour pendant environ trois mois, pour les gibbons, après quoi, il est possible de les suivre sans les effrayer car ils se sont habitués à la présence de l'homme (Williamson & Feistner, 2003).

B	Nom	Sexe	Catégorie	Particularités	Couleur
1989	Bard	M	A	Disparaît	Noire
	Bridget	F	A		Noire
	Brit	F	J2		Noire
	Brenda	F	I		Beige
	?	?	S		Noire
1991	Bard	M	A	Née en 1991	Noire
	Bridget	F	A		Noire
	Brit	F	S		Noire
	Brenda	F	J1		Beige
	Benedetta	F	I		Noire
1992	Bard	M	A	Emigre en R	Noire
	Bridget	F	A		Noire
	Brit	F	S		Noire
	Brenda	F	J2		Beige
	Benedetta	F	I		Noire
1994	Bard	M	A	Immigre de C	Noire
	Chet	M	A		Beige
	Bridget	F	A		Noire
	Brenda	F	S		Beige
	Benedetta	F	J1		Noire
1996	Bard	M	A	Présumée morte	Noire
	Chet	M	A		Beige
	Bridget	F	A		Noire
	Brenda	F	S		Beige
	Benedetta	F	J2		Noire
1997	Bard	M	A	Né en 1997	Noire
	Chet	M	A		Beige
	Bridget	F	A		Noire
	Brenda	F	S		Beige
	Bua	M	I		Beige
1998	Bard	M	A	Emigre en E	Noire
	Chet	M	A	Emigre en T	Beige
	Bridget	F	A		Noire
	Brenda	F	S		Beige
	Bua	M	I		Beige
2004	Chet	M	A		Beige
	Bridget	F	A		Noire
	Bua	M	J2		Beige

Tableau 5 : Historique du groupe B (Reichard *et al.*, 1998 ; Reichard & Sommer, 1997).

R	Nom	Sexe	Catégorie	Particularités	Couleur
1991	Actionbaby	M	A	Immigre de A	Beige
1992	Brit	F	A	Immigre de B	Noire
1993	Actionbaby	M	A	Né en 1993	Beige
	Brit	F	A		Noire
	Rooster	M	I		Beige
1996	Actionbaby	M	A	Née en 1996	Beige
	Brit	F	A		Noire
	Rooster	M	J1		Beige
	Rung	F	I		Noire
1999	Actionbaby	M	A	Né en 1999	Beige
	Brit	F	A		Noire
	Rooster	M	J2		Beige
	Rung	F	J1		Noire
	Rion	?	I		
2000	Actionbaby	M	A	Mort en 2000 Immigre	Beige
	Elias	M	A		Noire
	Brit	F	A		Noire
	Rooster	M	J2		Beige
	Rung	F	J1		Noire
	Rion	?	I	Mort en 2000	
2002	Elias	M	A	Né en 2002	Noire
	Brit	F	A		Noire
	Rooster	M	S		Beige
	Rung	F	J2		Noire
	Rak	?	I		Beige
2004	Elias	M	A		Noire
	Brit	F	A		Noire
	Rooster	M	S		Beige
	Rung	F	S		Noire
	Rak	?	I		Beige

Tableau 6 : Historique du groupe R (Reichard *et al.*, 1998 ; Reichard & Sommer, 1997)

J	Nom	Sexe	Catégorie	Particularités	Couleur
1989	Frodo	M	S	En A	Beige
1990	Frodo	M	A	Emigre en K	Beige
2004	Joe	M	A		Noire
	Frodo	M	A		Beige
	Jenna	F	A		Beige
	Jojo	F	J2		Beige
	Infant	?	I		Noire

Tableau 7 : Historique du groupe J (Reichard *et al.*, 1998).

4. Données collectées

Cette étude des gibbons à mains blanches en milieu naturel s'est déroulée du 10 février au 9 juin 2004. Trois semaines ont été nécessaires pour choisir les groupes, en reconnaître individuellement les membres, prendre connaissance des territoires, se familiariser avec les cartes des territoires des groupes et la prise de notes. La période d'observation a donc réellement commencé le 1^{er} mars et s'est achevée le 30 mai 2004.

Mon travail, qui s'insère dans une étude de l'écologie générale du gibbon à mains blanches, porte plus particulièrement sur les comportements de vigilance. Des données générales ont été collectées sur une feuille de données et sur une carte. Nous devons ainsi noter les périodes de chant et leurs caractéristiques, les séances de grooming avec le nom des interacteurs, les séances de jeux pour les jeunes, les rencontres et les interactions entre individus de groupes différents, l'évaluation du temps pendant lequel un enfant est porté par sa mère et la présence éventuelle d'autres animaux (Fig. 11). Il s'agissait aussi de dessiner le parcours du groupe sur une carte, réalisée par le Dr. Ulrich Reichard, en notant la position du groupe toutes les 10 minutes (Fig. 12).

Les données collectées concernant l'étude de la vigilance sont expliquées dans les paragraphes suivants.

Figure 11 : Feuille de données générales.

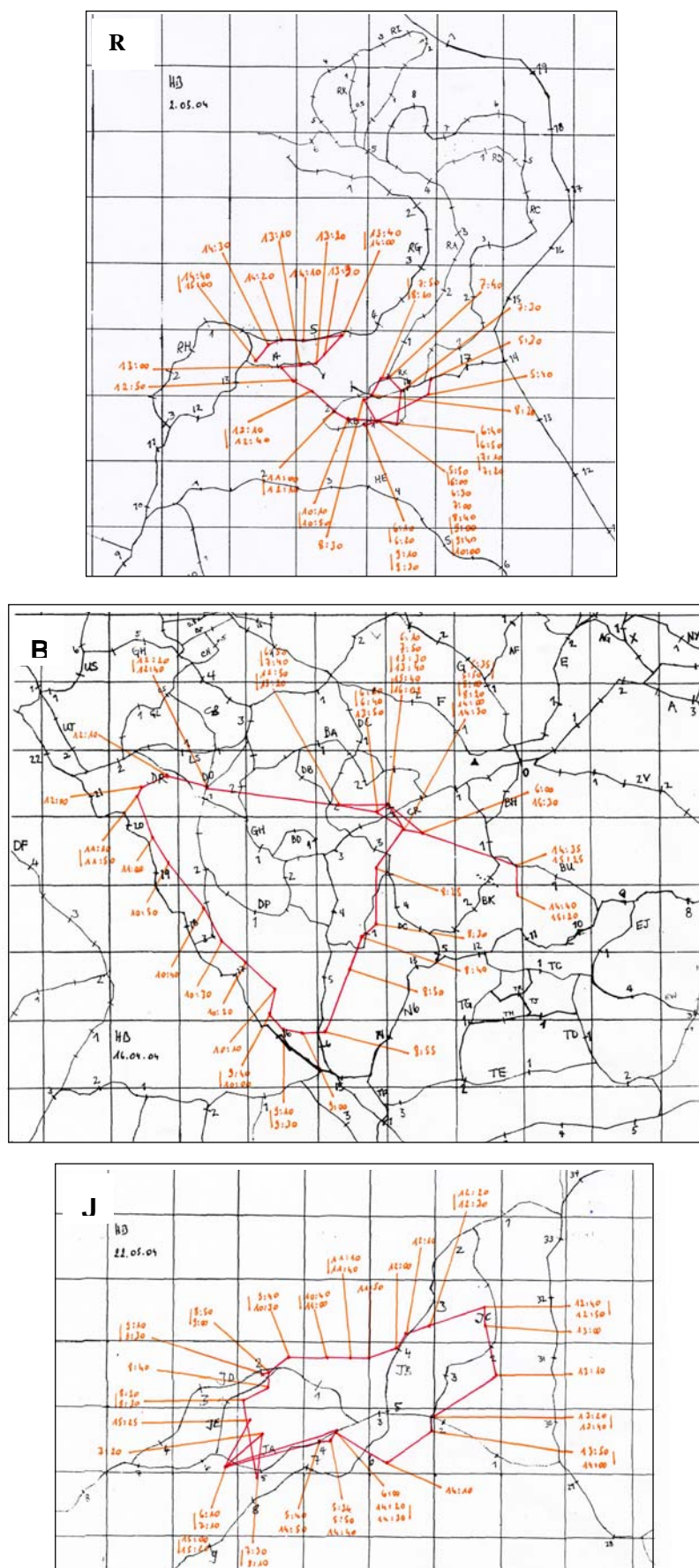


Figure 12 : Cartes du territoire des groupes R, B et J.

4.1. Comportements observés

Abréviations	Comportements	Définitions
M	Move (se déplacer)	Se déplacer d'une branche à l'autre dans un même arbre ou voyager d'un arbre à l'autre ; ce déplacement peut s'effectuer en sautant, en marchant ou en se balançant.
F	Feed (se nourrir)	Ingestion, traitement, récolte ou recherche de nourriture (Cords, 1995).
R	Rest (se reposer)	L'individu est assis ou couché sans bouger, manger ou s'épouiller (Cords, 1995).
Sg	Sing (chanter)	Le couple chante en duo, le mâle ou la femelle en solo et parfois le groupe chante en famille.
GG	Give groom (épouiller l'autre)	Un individu en épouille un autre ; il s'agit de peigner la fourrure avec les mains, d'écarter les poils, de saisir des particules entre les doigts et parfois de porter les doigts à la bouche. Le nom de l'interacteur est noté.
RG	Receive groom (se faire épouiller)	Un individu se fait épouiller par un autre individu du groupe. Le nom de l'interacteur est noté.
AG	Autogroom (s'épouiller soi-même)	
Sc	Scan (scanner)	Mouvements de la tête d'au moins 45° dans toutes les directions afin de balayer l'environnement des yeux (Koenig, 1998).
Fx	Fix (fixer)	Arrêter un comportement pour regarder dans une seule direction pendant au moins 10 secondes.
Pu	Pursue (poursuivre)	Ce comportement se produit le plus souvent lors de rencontres entre deux groupes de gibbons ou plus, ou lors de rencontres avec d'autres espèces animales (macaques à queue de cochon, écureuils...)
P	Play (jouer)	Les enfants jouent ensemble ou avec les adultes.
C	Carried (porté)	L'enfant est porté par sa mère.

Cp	Copulation (copulation)	Copulation entre les deux partenaires du couple ("intra-pair copulation") ou entre deux individus de groupes différents ("extra-pair copulation").
ø	Off sight (hors de vue)	L'individu est hors de vue.

Tableau 8 : Les comportements observés sur le terrain.

Les comportements suivants : se déplacer, se nourrir, se reposer, chanter, épouiller l'autre, se faire épouiller et s'épouiller soi-même, correspondent aux différentes activités de la journée. Les comportements suivants : scanner et fixer, sont des comportements de vigilance. Et les comportements de poursuite, de jeu et de copulation sont des comportements occasionnels. Le terme « porté » ne s'adresse qu'aux enfants qui sont encore portés par la mère lors des déplacements ou toute la journée pour les bébés.

4.2. Données complémentaires

Des données complémentaires ont été notées : la distance entre l'animal focal et les autres individus du groupe, la présence ou non d'un autre groupe de gibbons, la hauteur du gibbon dans l'arbre, la densité de la végétation environnante, le contexte d'un comportement de vigilance, la présence d'autres espèces animales et la localisation de l'animal focal toutes les 5 minutes (Fig. 13).

La notation de la distance approximative entre l'animal focal et les autres individus du groupe a été définie préalablement comme suit :

- 0 = en contact
- 2 = en contact – distance d'un bras
- 5 = distance d'un bras – 5m
- 10 = 5,1 – 10m
- 15 = 10,1 – 15m
- 20 = 15,1 – 20m
- 30 = 20,1 – 30m
- 50 = 30,1 – 50m
- >50 = plus de 50m

Il m'a aussi semblé important de préciser s'il y avait des rencontres avec d'autres gibbons ou non. Une rencontre commence lorsqu'un groupe approche un autre groupe à moins de 50 m et se termine lorsque les groupes sont à nouveau éloignés de plus de 50 m (Reichard & Sommer, 1997). Il y avait donc une case sur ma feuille de notes réservée aux rencontres où était noté N (no) lorsque le groupe suivi était seul, Y (yes) lorsqu'il y avait une rencontre ; dans ce cas, le(s) nom(s) du(des) groupe(s) rencontré(s) était(en)t noté(s).

La notation de la hauteur du gibbon dans l'arbre a été définie arbitrairement :

- 1 = strate basse de la canopée (0-15m)
- 2 = strate moyenne de la canopée (15-30m)
- 3 = strate haute de la canopée (>30m)

Jenna group J

Time: 930

Date: 5.05.04

0	Jenna activity	Joey activity	Distance Jenna	Frodo activity	Distance Jenna	Jojo activity	Distance Jenna	Infant activity	Distance Jenna	Encounter	Veg density	High in tree	Location
	F	F	2	F	5	F	5	C		~	2	2	JA 5.4
1	F												
2	F												
3	F												
4	F												
5	F	φ		F	5	φ		C		~	2	2	JA 5.4
6	F												
7	F												
8	F												
9	F M												
10	F	φ		φ		φ		C		~	2	2	JA 5.4
11	F												
12	F												
13	F												
14	F												
15	F	F	5	φ		F	5	C		~	2	2	JA 5.4
16	F M												
17	M L												
18	L L												
19	L L L												
20	L	L	2	M	15	M	10	C		~	2	2	JA 5.8
21	M L												
22	F												
23	M L												
24	F												
25	M L												
26	Jenna activity	Joey activity	Distance Jenna	Frodo activity	Distance Jenna	Jojo activity	Distance Jenna	Infant activity	Distance Jenna	Encounter	Veg density	High in tree	Location
27	L	L	10	P	20	P	10	C		~	2	2	JE 0.4
28	L												
29	L												

Figure 13 : Feuille de données du groupe J du 5 mai 2004, l'individu focal est Jenna. Les comportements de l'animal focal étaient notés toutes les minutes (focal) et ceux du groupe toutes les 5 minutes (scan). Les données

J'attire votre attention sur le fait que la densité de la végétation a été évaluée sur le terrain en fonction des caractéristiques de l'arbre dans lequel se trouvait le gibbon suivi et de l'environnement. La présence ou non de feuilles et leur abondance, la hauteur de l'arbre, la possibilité d'apercevoir le ciel ou non, la luminosité et la densité de la végétation au sol, tous ces aspects de la végétation environnante ont conduit à une notation en trois chiffres :

1 = milieu ouvert, le ciel est bien visible ; l'arbre dépasse la canopée, il a peu de branches, peu feuillues ou sans feuilles ; la végétation au sol est très clairsemée (visibilité à 30-50m) ; il y a peu d'autres arbres autour (Fig. 14).

2 = milieu intermédiaire, le ciel est visible par endroit ; l'arbre ne dépasse pas la canopée, feuillu ; la végétation au sol est bien présente (visibilité à 10-15m) ; les arbres environnants se trouvent tous plus ou moins à égale distance, la couverture est donc homogène (Fig. 14).

3 = milieu très dense, le ciel est pratiquement invisible ; l'arbre est en dessous de la canopée, très feuillu et entouré de lianes et autres plantes ; la végétation au sol est très dense (visibilité à 3-5m, grande difficulté de se déplacer au sol) ; les arbres environnants répondent aux mêmes caractéristiques car ils forment une zone très dense sur quelques dizaines de mètres (Fig. 14).

Le contexte d'un comportement de vigilance était noté et décrit, ainsi que la présence d'autres espèces qui entraînaient parfois une réaction particulière des gibbons.

La notation de la localisation de l'individu focal nous aidait à remplir correctement les cartes lorsqu'il nous était difficilement possible de remplir la carte et de prendre note des comportements simultanément.

Les comportements de vigilance ont été enregistrés pendant certaines activités : les périodes de repos, de grooming et de déplacement. Les périodes pendant lesquelles les gibbons se nourrissent ont été exclues pour la prise de note de la vigilance. Lorsque les gibbons mangent, il est en effet très difficile de déterminer la raison d'un comportement qui pourrait être interprété comme un comportement de vigilance. Par exemple, si un individu effectue un scanning pendant qu'il se nourrit, c'est probablement pour rechercher de la nourriture plus que la présence éventuelle d'un prédateur.

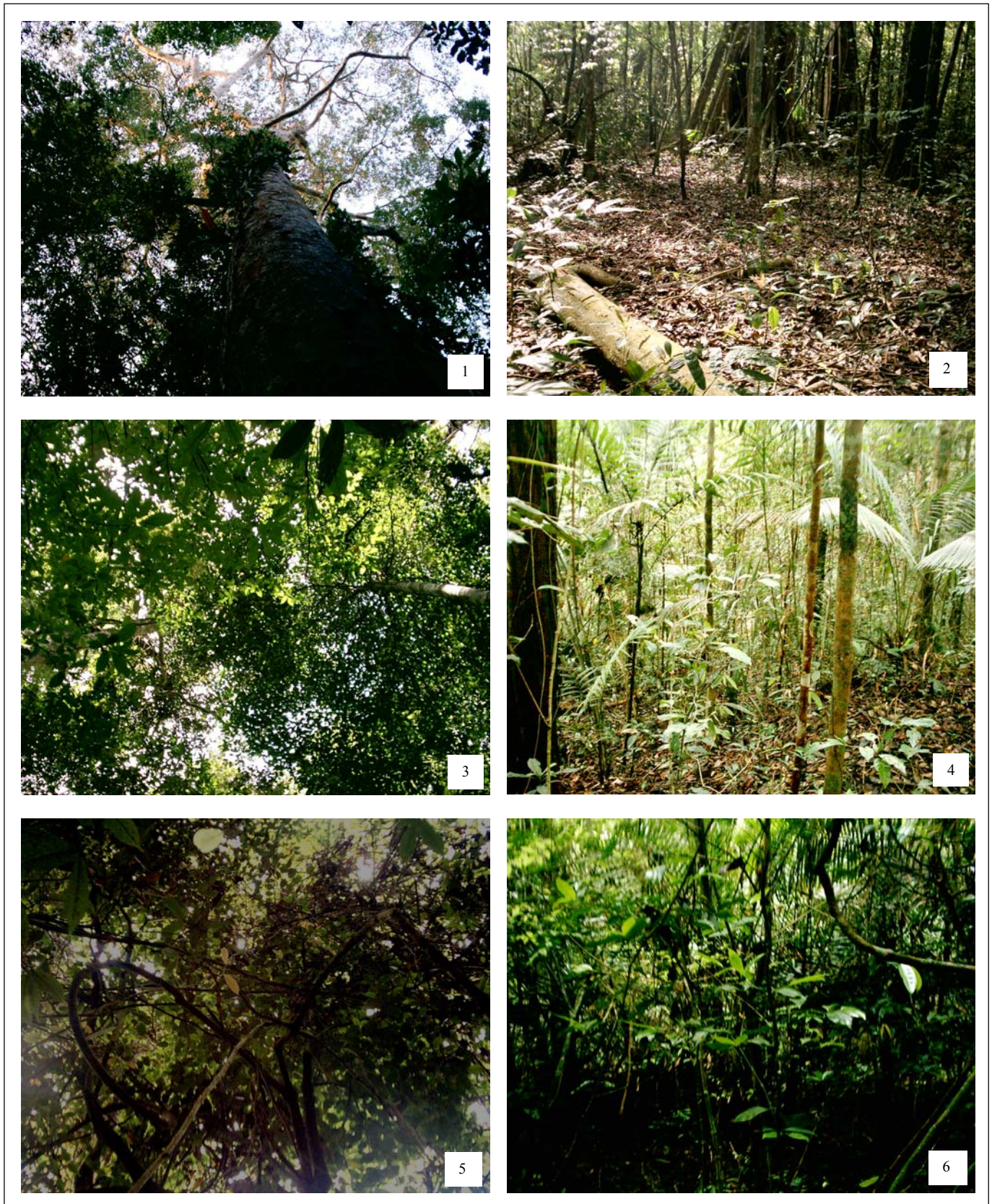


Figure 14 : La densité de la végétation. La colonne de gauche représente la densité de la canopée et la colonne de droite la densité de la végétation au sol.

Type 1 (milieu ouvert) : photos 1 et 2.

Type 2 (milieu intermédiaire) : photos 3 et 4.

Type 3 (milieu dense) : photos 5 et 6.

5. Collecte des données et méthodes d'échantillonnage

La méthode adoptée a été de choisir un individu focal (« focal-animal-sampling ») et de faire un scan (« instantaneous and scan sampling ») toutes les 5 minutes.

Le terme « focal-animal-sampling » se réfère à toutes les méthodes d'échantillonnage dans lesquelles le comportement d'un individu ou d'un groupe d'individus spécifié est noté pendant la période d'échantillonnage choisie. Une fois choisi, l'individu focal est suivi durant chaque période d'échantillonnage (Altmann, 1974). Dans cette étude, les individus focaux étaient le(s) mâle(s) adulte(s) et la femelle adulte d'un groupe. Un seul individu était suivi par jour à raison de trois jours consécutifs par individu. Ces individus ont été suivis pendant leur période d'activité (10-12h par jour) et tous les comportements ont été enregistrés de manière continue avec un repérage toutes les minutes (Fig. 13).

Le terme « instantaneous and scan sampling » signifie que l'observateur enregistre l'activité individuelle à un moment précis (Altmann, 1974). Cela équivaut à prendre une photo de tous les individus du groupe à un moment déterminé et à noter un comportement. Dans cette étude, les scans ont été pris toutes les 5 minutes au cours de la journée et, dans ce cas, ce sont les comportements de tous les individus du groupe qui ont été notés (Fig. 13).

La collecte de données s'est étendue sur 3 mois exactement, depuis le début du mois de mars jusqu'à la fin du mois de mai 2004, pendant 66 jours. Chaque individu adulte était suivi 3 jours consécutifs. Les groupes B et R devaient donc être suivis 6 jours chacun et le groupe J devait être suivi 9 jours. Chaque groupe a été suivi une fois par mois.

Sur le terrain, les groupes n'ont pas été suivis exactement 6 ou 9 jours par mois en raison soit de la détection problématique des groupes certains jours, soit des pluies du mois de mai et aussi suite à un accident de terrain qui a entraîné un arrêt de travail de 4 jours. Au mois de mai, les individus ont été suivis 2 jours au lieu de 3 en raison des fortes pluies qui nous empêchaient de le faire correctement et par manque de temps pour assurer un nombre identique de jours par individu.

Mars	Avril	Mai
R : 1 - 7	R : 2 - 7	R : 1 - 2
B : 11 - 16	B : 11 - 17	J : 5 - 9
J : 21 - 30	J : 20 - 24	B : 13 - 16
	R : 29 - 30	J : 18 - 23
		J : 26 - 30

Tableau 9 : Planning.

Les gibbons étaient trouvés au site dortoir de la veille et suivis jusqu'à leur site dortoir du jour. À l'aube (5:30), les gibbons se réveillent et quittent l'arbre dans lequel ils ont passé la nuit, chacun dans un arbre différent. Nous arrivions donc avant l'aube afin de pouvoir les trouver dans leur site dortoir, que nous connaissions de la veille. Puis nous les suivions toute la journée jusqu'au moment où ils allaient se coucher (15:30-17:00), à nouveau chacun dans un arbre, généralement différent de celui de la nuit précédente. La période d'activité des gibbons dure donc 10-12h.

6. Matériel

Sur le terrain, nous avons besoin d'une paire de jumelles 10x40 (Leica) afin d'observer correctement les gibbons et de pouvoir les reconnaître avec certitude, de feuilles de notes sur un support et d'un bic, d'une boussole, indispensable pour ne pas se perdre mais aussi pour noter la position géographique exacte de l'arbre de nuit par rapport au chemin le plus proche, d'une montre, d'un ruban de tissu rose pour marquer l'arbre de nuit et d'un marqueur noir indélébile pour y inscrire : NT (night tree) - nom du gibbon - date - nom de l'observateur.

7. Traitement des données

Afin de manipuler facilement les données, les comportements notés par minute sont transformés en chiffres. Les comportements de vigilance sont remplacés par une unité. Les comportements liés à des activités sont remplacés par une centaine, un autre comportement ayant lieu dans la même minute est remplacé par une dizaine.

Exemple : 1 : Sc
 2 : Fx
 100 : M
 101 : M Sc
 110 : M F

Avant d'analyser les données, il est important, dans cette étude réalisée sur 3 mois, de vérifier si la saison a une influence sur les comportements. Pour vérifier l'hypothèse selon laquelle la saison n'influence pas les comportements, nous avons appliqué le test de Kruskal-Wallis ($p = 0,05$) (Cohen & Holliday, 1982).

Les hypothèses 1 à 6 (le budget d'activité et la vigilance varient en fonction du sexe et de la composition du groupe, la vigilance varie individuellement dans les groupes et avec l'activité en cours) ont été testées par l'ANOVA ($p = 0,05$; $p = 0,01$) et le test de Newman-Keuls ($p = 0,05$) (Cohen & Holliday, 1982).

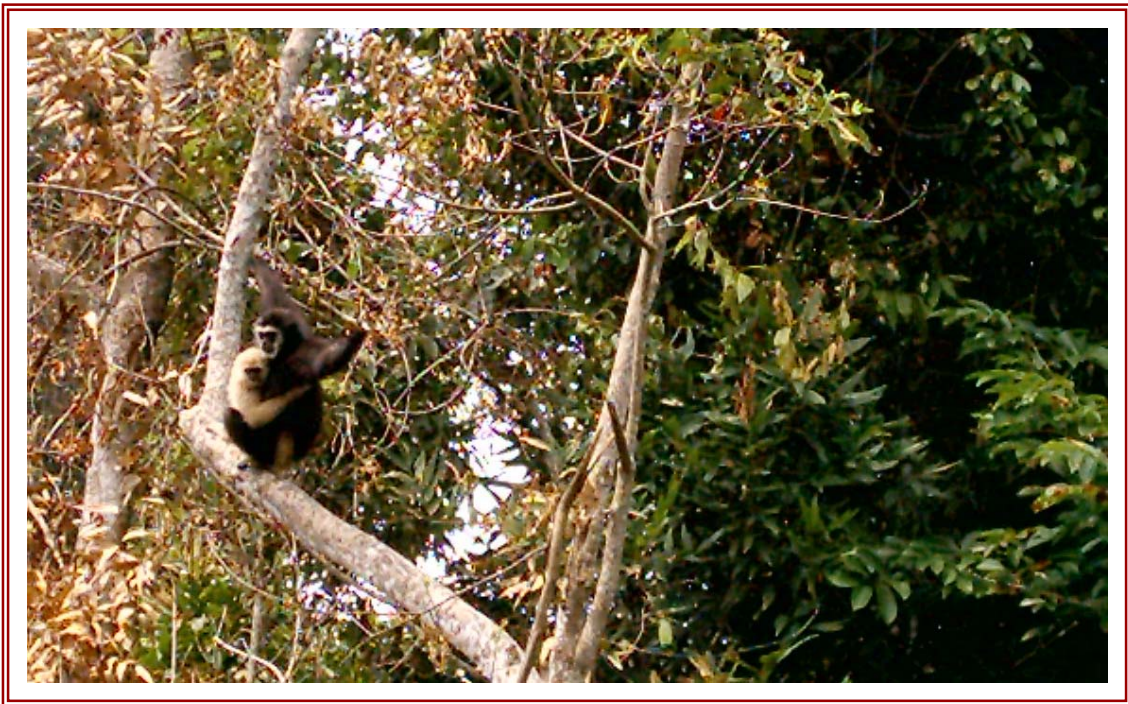
Les hypothèses 7 et 8 (la vigilance varie avec la densité de végétation et la position dans la canopée) ont été vérifiées grâce au test du Chi-carré ($p = 0,05$).

Dans les analyses de la vigilance, les deux comportements de vigilance, scanner et fixer, ont été additionnés afin d'évaluer la vigilance totale.

Dans les quatre premières analyses (le budget d'activité et la vigilance varient en fonction du sexe et de la composition du groupe), nous avons enlevé le mâle Frodo du groupe polyandre J (composé de Joe, Frodo et Jenna comme adultes). Nous avons choisi d'enlever Frodo (et non Joe, l'autre mâle) car celui-ci montre des comportements le rendant moins proche de sa femelle. Par exemple, il passe moins de temps que l'autre mâle du groupe au grooming en général et avec Jenna. La relation entre Joe et Jenna correspond plus au lien présent dans un couple monogame. Il est préférable de comparer Joe et Jenna avec les autres couples.

Afin de pouvoir comparer statistiquement les mâles et les femelles, nous avons besoin d'un même nombre de femelles et de mâles. De même, dans les comparaisons des trois groupes, nous avons besoin d'un même nombre d'individus par groupe. Nous comparerons cependant Frodo avec les deux adultes de son groupe en terme de budget d'activité. Pour étudier l'impact d'un mâle supplémentaire dans un groupe, nous comparerons la vigilance entre tous les individus.

Résultats et Discussion



Introduction

Pour rappel, les hypothèses sont :

1. Le budget d'activité varie en fonction du sexe.
2. Le budget d'activité varie en fonction de la composition du groupe (nombre et âge des enfants et nombre d'adultes).
3. La vigilance varie en fonction du sexe.
4. La vigilance varie en fonction de la composition du groupe (nombre et âge des enfants).
5. La vigilance varie individuellement dans les groupes.
6. La vigilance varie avec l'activité en cours.
7. La vigilance varie avec la densité de la végétation.
8. La vigilance varie avec la position dans la canopée.
9. La vigilance varie avec le moment de la journée.

Pour répondre à ces différentes hypothèses, nous comparerons, pour commencer, les mâles avec les femelles ainsi que les trois groupes entre eux au point de vue du budget d'activité et de la vigilance grâce au test de l'ANOVA. Pour répondre à l'hypothèse 5, nous comparerons les individus à l'intérieur d'un même groupe par le test de l'ANOVA également. L'hypothèse suivante sera défendue en comparant la vigilance dans les activités de déplacement, de repos et de grooming, tous groupes confondus toujours par le test de l'ANOVA. Les deux hypothèses concernant la densité de la végétation et la position dans la canopée seront testées par le test du Chi-carré en séparant tous les individus. Enfin, la dernière hypothèse sera vérifiée dans chaque groupe.

Avant d'analyser les données afin de répondre à ces hypothèses, il est important, dans cette étude réalisée sur 3 mois, de vérifier, à l'aide du test de Kruskal-Wallis ($H(2, N = 8) = 1,444$; $p = 0,4857$), si la saison a une influence sur les comportements.

	Chet	Bridget	Elias	Brit	Frodo	Jenna	Joe
Move	0,486	0,082	0,368	0,405	0,208	0,186	0,082
Rest	0,708	0,79	0,119	0,208	0,208	0,077	0,044
Groom	0,895	0,79	0,208	0,405	0,236	0,79	0,574
Feed	0,26	0,082	0,895	0,79	0,186	0,79	0,574
Sing	0,405	0,29	0,694	0,89	0,435	0,694	0,707

Tableau 10 : Niveau de signification statistique entre les 3 mois de l'étude par activité et par individu ($p = 0,05$).

Nous pouvons dire qu'il n'y a pas d'influence de la saison sur les comportements puisque que la majorité des p sont supérieurs à 0,05. Nous remarquons cependant un p inférieur à 0,05 pour Joe lors du comportement « se reposer ». Cette différence est en effet bien marquée, Joe se repose de plus en plus au cours des trois mois (Fig. 15).

La saison calculée par mois n'agit pas sur les comportements observés, nous pouvons donc utiliser les données correspondant aux 8 jours d'observation pour chaque individu comme des répliqués indépendants.

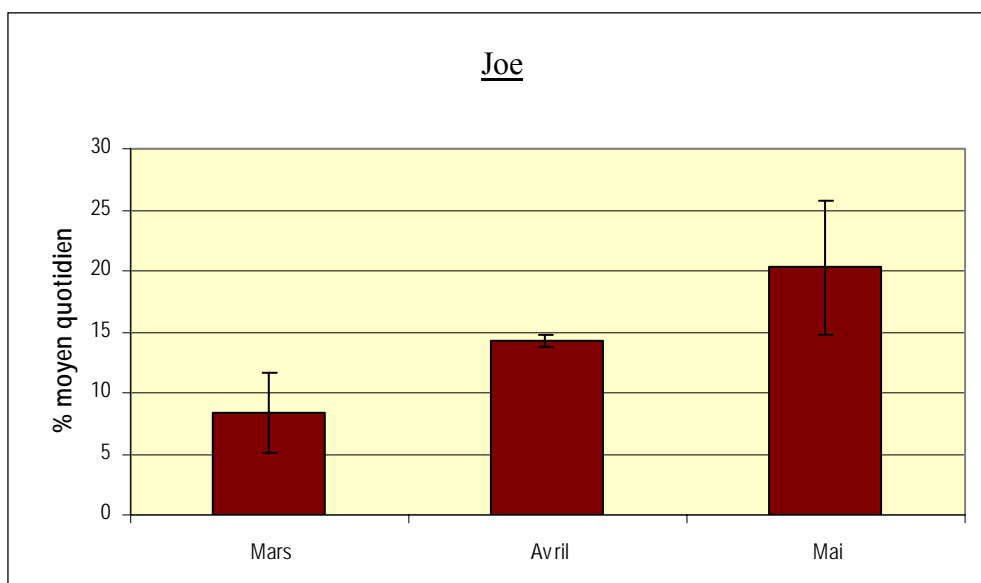


Figure 15 : Influence de la saison sur Joe pour « se reposer ».

1. Influence du sexe sur le budget d'activité

	F	p
Move	0,857	0,36
Rest	1,581	0,215
Groom	0,559	0,46
Feed	4,723	0,035
Sing	2,308	0,136

Tableau 11 : Niveau de signification statistique de l'influence du sexe sur le budget d'activité.

F (1, 42) = 4,085 (n = 48 ; p = 0,05)

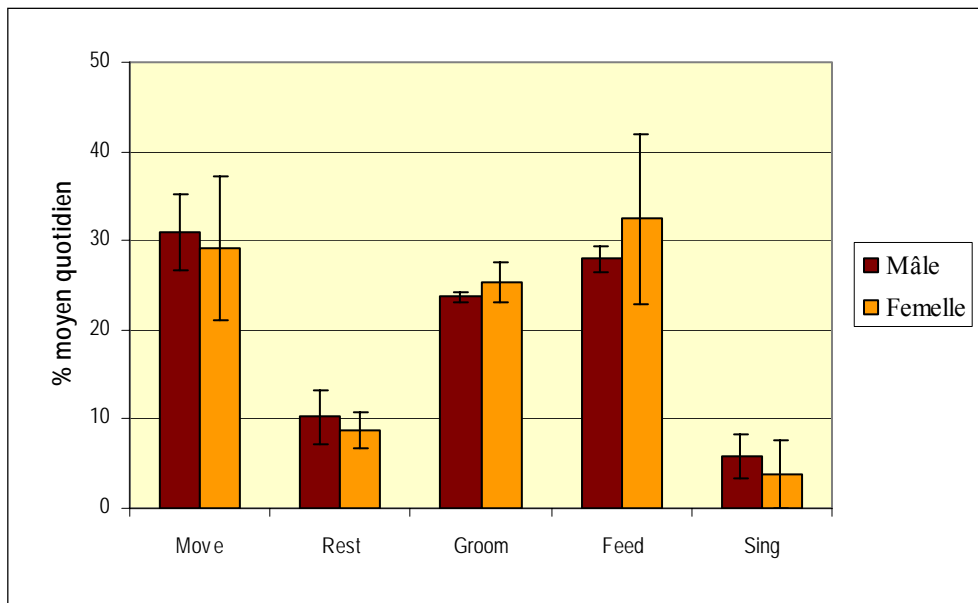


Figure 16 : Pourcentage moyen quotidien des activités par sexe (moyenne \pm écart-type, n = 24).

Les femelles se nourrissent significativement ($p = 0,035$) plus longtemps que les mâles.

Nous n'observons pas de différence entre les mâles et les femelles lors des déplacements. Les individus d'un même groupe se déplacent généralement ensemble. Lorsqu'un adulte prend l'initiative de se déplacer vers un autre endroit du territoire, les autres le suivent ; dans le cas contraire, l'individu qui s'est éloigné revient parmi les membres du groupe. Lors de rencontres avec un autre groupe, il arrive cependant que le mâle adulte s'éloigne de sa femelle en compagnie d'un mâle sub-adulte ou de l'autre mâle si le groupe est polyandre. Ce fait avait influencé notre prédiction selon laquelle les mâles se déplacent plus que les femelles mais ceci n'est pas fréquent et n'a donc pas influencé l'analyse.

Comme les membres d'un groupe se déplacent ensemble, ils vaquent en général aux mêmes activités en même temps. Le grooming est un comportement où interagissent deux individus. Un individu groome donc son partenaire mais aussi les autres membres du groupe. Il n'est pas rare d'observer les parents qui grooment ensemble un jeune ou bien le mâle qui groome un jeune pendant que la femelle en groome un autre. La plupart des individus du groupe entrent donc dans une séance de grooming en même temps, ce qui explique cette similarité entre les mâles et les femelles pour cette activité.

Nous pouvons expliquer l'absence de différence entre les sexes pour les périodes de repos de la même façon que pour le grooming. Après un déplacement, les gibbons se nourrissent ou bien se détendent soit par le grooming soit par le repos. Si les gibbons n'entrent pas dans une séance de grooming, ils se reposent. A nouveau, c'est souvent tout le groupe qui se repose en même temps car si l'un des adultes décide d'entrer en interaction avec son partenaire ou un membre de son groupe, les autres individus participent aussi.

Le comportement « se nourrir » diffère entre les sexes : les femelles se nourrissent significativement plus longtemps que les mâles. Elles ont besoin d'un apport énergétique plus important, qu'elles entrent en cycle, en gestation ou qu'elles allaitent. Les femelles donnent naissance à un enfant tous les trois ans environ, et dès que l'enfant devient indépendant vers 2 ans, elles entrent dans un cycle de plusieurs jours avant de retomber enceinte (Leighton, 1987). Dans cette étude, Jenna, appartenant au groupe J (2 mâles, 2 enfants), allaite un bébé de quelques mois ; Brit, appartenant au groupe R (1 mâle, 3 enfants), possède un enfant de 2 ans ; et Bridget, appartenant au groupe B (1 mâle, 1 enfant), n'a pas de jeune puisque Bua a 7 ans.

Les gibbons chantent en duo, il est donc évident qu'il n'y a pas de différence entre les mâles et les femelles. Il est vrai néanmoins que les mâles chantent parfois en solo avant l'aube, nous pouvons voir une légère différence sur le graphique qui laisse suggérer que les mâles chantent un peu plus souvent et longtemps que les femelles. Cette différence n'est toutefois pas statistiquement significative. En effet, les mâles chantent rarement en solo dans les groupes observés.

2. Influence de la composition du groupe sur le budget d'activité

	F	p
Move	9,489	0,0004
Rest	5,943	0,005
Groom	0,217	0,805
Feed	9,5	0,0004
Sing	6,497	0,003

Tableau 12 : Niveau de signification statistique de l'influence de la composition du groupe sur le budget d'activité.

$F(2, 42) = 3,232$ ($n = 48$; $p = 0,05$)

$F(2, 42) = 5,178$ ($n = 48$; $p = 0,01$)

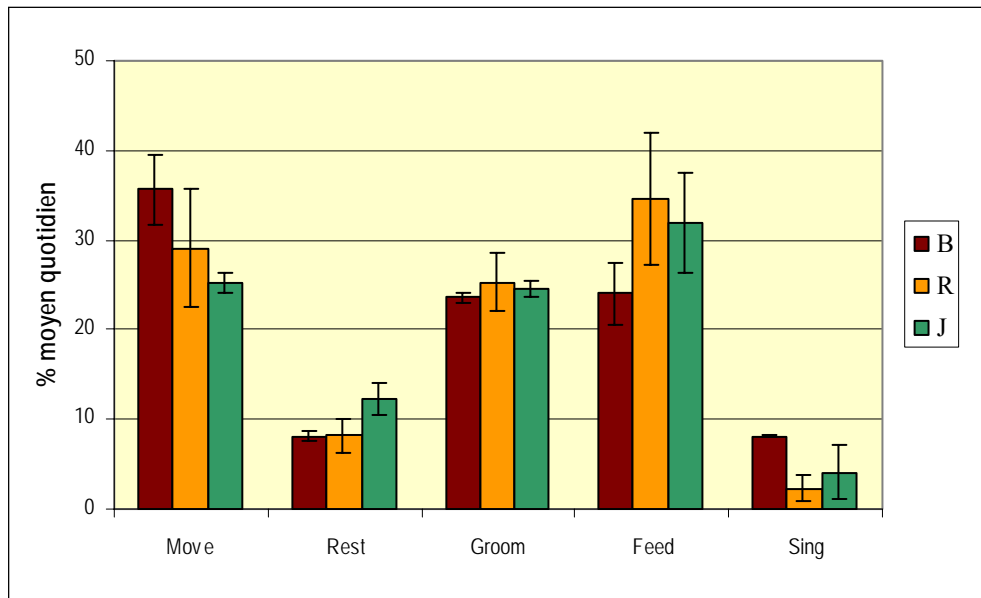


Figure 17 : Pourcentage moyen quotidien des activités par groupe (moyenne \pm écart-type, $n = 16$).

Le groupe B (1 mâle, 1 enfant) se déplace significativement plus longtemps que les groupes R (1 mâle, 3 enfants) ($p = 0,01$) et J (2 mâles, 2 enfants) ($p = 0,0004$) mais passe significativement moins de temps à se nourrir ($p = 0,0005$ et $0,003$). Ce groupe chante aussi significativement plus longtemps que les deux autres groupes ($p = 0,003$ et $0,018$). Le groupe J se repose significativement plus longtemps que les groupes B ($p = 0,012$) et R ($p = 0,005$).

Nous avons supposé que les gibbons se gromment plus longtemps lorsqu'il y a plus d'individus dans le groupe. Or c'est le seul comportement pour lequel il n'y a pas de différence entre les groupes. Les groupes sont tous différents par leur nombre d'individus : le groupe B est composé de deux adultes et un enfant, le groupe R, de deux adultes et trois

enfants, et le groupe J, de trois adultes et deux enfants (n'oublions pas que Frodo a été exclu de cette analyse). Cette différence de composition en nombre d'enfants n'influence donc pas la période de temps passée au grooming dans ces groupes.

Le groupe B (1 mâle, 1 enfant) se déplace significativement plus longtemps que les autres groupes. Ceci s'explique peut-être par l'absence d'enfant en bas âge. La femelle n'a pas de petit à porter (comme c'est le cas dans le groupe J (2 mâles, 2 enfants)), le déplacement est donc moins fatigant pour elle. Lorsque le jeune commence à se déplacer seul (comme c'est le cas dans le groupe R (1 mâle, 3 enfants)), il ralentit parfois les déplacements en se déplaçant moins vite et en appelant de temps à autre sa mère pour passer un endroit difficile.

Cette différence pour les déplacements peut aussi s'expliquer par le besoin de protéger le territoire et donc d'en parcourir une grande partie par jour. Sur les cartes, nous pouvons voir que ce groupe fait presque le tour complet de son territoire chaque jour (Fig. 18). La territorialité chez les gibbons se manifeste surtout au travers de séances de chant matinales et de rencontres avec les groupes voisins aux limites du territoire (Leighton, 1987). Comme ce groupe chante aussi significativement plus que les autres groupes, nous pouvons supposer qu'il défend son territoire plus activement. Sur le terrain, j'ai aussi observé des rencontres fréquentes avec deux groupes voisins, qui peuvent durer plusieurs heures. Ces rencontres ne sont pas très hostiles : elles sont parfois ponctuées de poursuites entre mâles adultes mais les groupes ne se chassent pas mutuellement de leur partie de territoire. Elles ne semblent donc pas avoir la fonction de chasser l'autre groupe d'un territoire mais plutôt de se montrer, d'être présent sur les zones de chevauchement de territoires. Ce comportement peut aussi être un comportement territorial dans la mesure où la présence d'individus signifie que cette partie de terrain leur appartient.

Il faut aussi noter que des rencontres entre groupes ont eu lieu sur le territoire du groupe J (2 mâles, 2 enfants). Ces rencontres sont très différentes de celles expliquées précédemment avec le groupe B (1 mâle, 1 enfant). Elles sont généralement plus brèves (environ 15 minutes) et les poursuites sont beaucoup plus fréquentes ; les individus ne se reposent pas pendant ces rencontres, ils essaient plutôt de fuir cette zone ou de chasser les étrangers ; ces attitudes dépendent du groupe rencontré (il y en a trois). Pourtant les résultats ne montrent pas, dans le comportement du groupe J (2 mâles, 2 enfants), une territorialité accrue comme pour le groupe B ; peut-être ce groupe est-il simplement moins territorial.

Le groupe B diffère encore pour la collecte de nourriture : les individus passent significativement moins de temps à se nourrir. Ceci peut être lié à l'explication précédente, ils se déplacent plus longtemps et ont donc un temps réduit à consacrer aux autres activités. La répartition du temps restant privilégie les activités de détente, le repos et le grooming. Nous pouvons imaginer que les déplacements importants fatiguent les individus, qui préfèrent alors se reposer ou se groomer. Mais nous pouvons aussi imaginer que les individus aient besoin d'un apport en nourriture supplémentaire pour faire face aux déplacements.

Le groupe J (2 mâles, 2 enfants) se repose plus longtemps que les autres groupes. La présence d'un bébé de quelques mois explique peut-être cette tendance au repos. La mère doit porter l'enfant et l'allaiter ; ces activités peuvent la fatiguer plus qu'une autre mère ayant un enfant déjà plus indépendant comme c'est le cas dans les deux autres groupes.

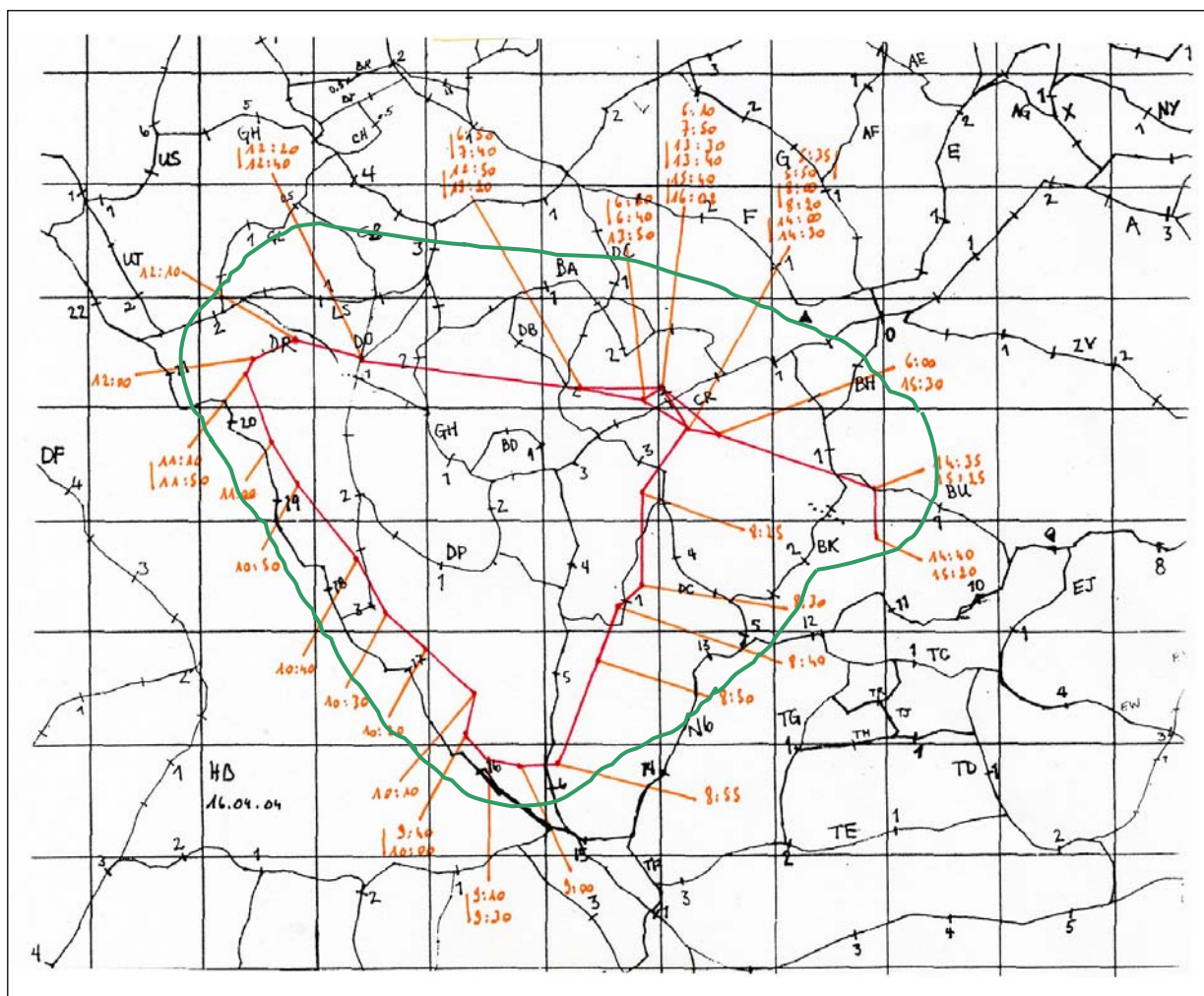


Figure 18 : Carte avec les limites en vert du territoire du groupe B et le parcours en rouge de ce groupe pendant une journée.

Comparaison des budgets temps individuels dans le groupe J (2 mâles, 2 enfants)

	F	p
M	8,915	0,002
R	5,852	0,01
G	5,369	0,013
F	7,107	0,004
Sg	6,292	0,007

Tableau 13 : Niveau de signification statistique de la comparaison des trois adultes du groupe J.

F (2, 21) = 3,467 (n = 24 ; p = 0,05)

F (2, 21) = 5,78 (n = 24 ; p = 0,01)

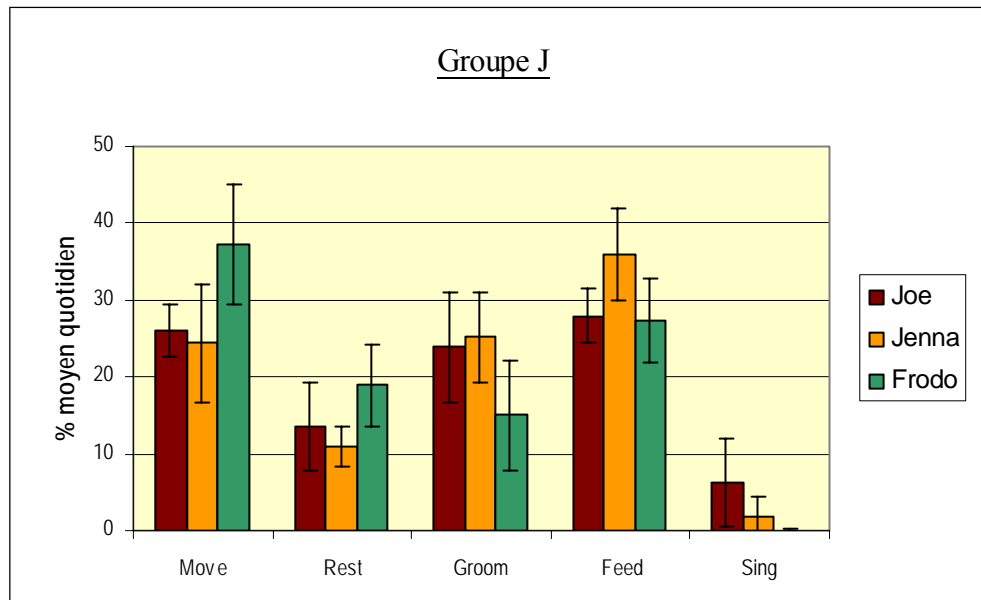


Figure 19 : Pourcentage moyen quotidien des activités par adulte du groupe J (moyenne \pm écart-type, n = 3).

Frodo se déplace significativement plus longtemps que Joe (p = 0,003) et Jenna (p = 0,003) ; il se repose aussi significativement plus longtemps (p = 0,034 et 0,008) et il passe significativement moins de temps au grooming (p = 0,015 et 0,018). Jenna se nourrit significativement plus longtemps que Frodo (p = 0,008) et Joe (p = 0,005). Joe chante significativement plus souvent que Frodo (p = 0,007) et Jenna (p = 0,025).

Sur le terrain, j'ai pu observer des différences comportementales entre Frodo et les deux autres adultes : Frodo se trouve généralement plus loin du groupe (30-50m), or les gibbons restent souvent proches les uns des autres. Lorsqu'un gibbon commence à se

déplacer, les autres suivent, Frodo est souvent le dernier à suivre le groupe. Lors des séances de grooming, il est plus rare d'observer un grooming entre Frodo et Jenna qu'entre Joe et Jenna. Généralement, Frodo entre dans une séance de grooming avec une jeune femelle juvénile, Jojo. J'ai aussi observé de nombreuses fois Joe prendre la place de Frodo lorsque celui-ci se groome avec Jenna ou Jojo. Il n'y a pas d'agression entre les deux mâles, la présence de Joe suffisant à chasser Frodo. Ces observations se confirment dans ce graphe : Frodo est moins souvent impliqué dans une séance de grooming que les autres adultes et, par conséquent, se repose ou se déplace plus souvent, ces activités remplaçant le grooming.

Cette différence entre les deux mâles vis-à-vis de la femelle se marque aussi dans les chants : Jenna chante toujours en duo avec Joe ; Frodo chante uniquement lors de chant en famille, où les trois adultes et la juvénile chantent ensemble. Ce groupe se caractérise par un nombre de chants en famille plus important que les deux autres groupes. Le matin, un peu avant l'aube, il arrive qu'un mâle adulte ou sub-adulte chante en solo. Dans ce groupe, Joe remplit ce rôle ; c'est pour cette raison qu'il chante plus que les deux autres adultes.

Les résultats montrent aussi que Jenna se nourrit plus que les mâles. Ceci est à mettre en rapport avec la présence d'un bébé, la femelle allaitante ayant des besoins énergétiques accrus.

3. Influence du sexe sur la vigilance

	F	p
Sc	5,051	0,03

Tableau 14 : Niveau de signification statistique de l'influence du sexe sur la vigilance.
F (1, 42) = 4,085 (n = 48 ; p = 0,05)

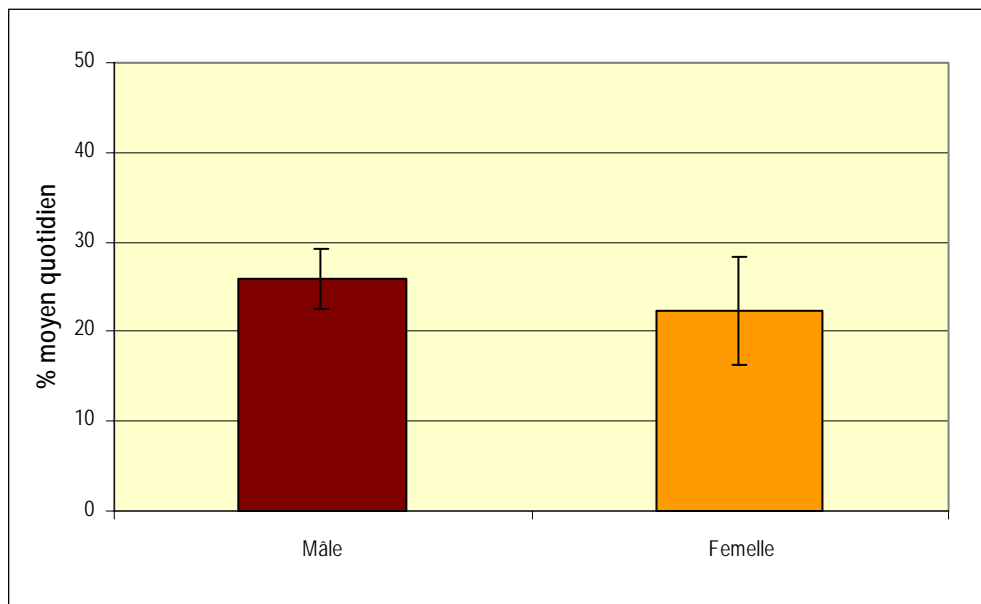


Figure 20 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par sexe (moyenne ± écart-type, n = 2).

Comme attendu, les mâles sont significativement plus vigilants ($p = 0,03$) que les femelles. Le mâle serait donc le protecteur du groupe face à un danger et devrait donc montrer une vigilance accrue afin de détecter rapidement ce danger.

Il est utile à ce stade de rappeler qui sont les prédateurs des gibbons. Les prédateurs reconnus sont la panthère nébuleuse (*Neofelis nebulosa*), le python réticulé (*Python reticulatus*), le chat marbré (*Felis marmorata*) et les rapaces, tels que l'aigle huppé (*Spizaetus cirrhatus*) (Reichard & Sommer, 2000). Nous pouvons ajouter à cette liste quelques prédateurs potentiels tels que l'ours noir d'Asie (*Ursus thibetanus*) et le sun bear (*Ursus malayanus*). Les rencontres entre les gibbons et ces différents prédateurs sont rares. J'ai cependant eu la chance d'observer plusieurs rencontres du groupe R (1 mâle, 3 enfants) avec un python réticulé. Ces rencontres se sont produites au même endroit 4 fois pendant environ 1h-1h30. Les comportements observés correspondent à du harcèlement vis-à-vis du python. En effet, tous les gibbons du groupe, sauf le jeune de 2 ans, le touchaient, le poussaient ou le frappaient et ils secouaient la branche sur laquelle il se trouvait. Tous ces comportements

visaient à le chasser. Celui-ci n'attaquait pas : il s'éloignait des gibbons et se cachait hors de leur portée (branche plus fragile, arbustes proches du sol). Les gibbons ne s'approchent généralement pas trop du sol, pourtant ils suivaient le python à 1 m du sol en ma présence. Tous ces comportements relèvent bien du harcèlement. Les deux jeunes de 11 et 8 ans participaient plus à ce harcèlement que les parents. Ces derniers restaient sur d'autres arbres proches, se groomaient ou se reposaient de temps à autre, puis revenaient harceler le serpent ensemble. Lors de ces rencontres, les adultes émettaient des vocalisations différentes de celles émises pendant les chants ou de celles émises à tout moment de la journée qui permettraient de garder le contact entre les individus. Ces vocalisations particulières, je ne les ai entendues que dans le groupe R (1 mâle, 3 enfants) lors des rencontres avec le python. Nous pouvons peut-être parler de cris d'alarme mais cela reste à confirmer. Il serait intéressant lors de ces rencontres de noter les comportements des adultes simultanément. Dans mon étude, je n'ai noté, toutes les minutes, que les comportements d'un seul adulte ; je ne suis donc pas en mesure de vérifier si, de manière générale, le mâle reste plus vigilant lors de rencontres avec un prédateur potentiel.

4. Influence de la composition du groupe sur la vigilance

	F	p
Sc	10,503	0,0002

Tableau 15 : Niveau de signification statistique de l'influence de la composition du groupe sur la vigilance.
F (2, 42) = 5,178 (n = 48 ; p = 0,01)

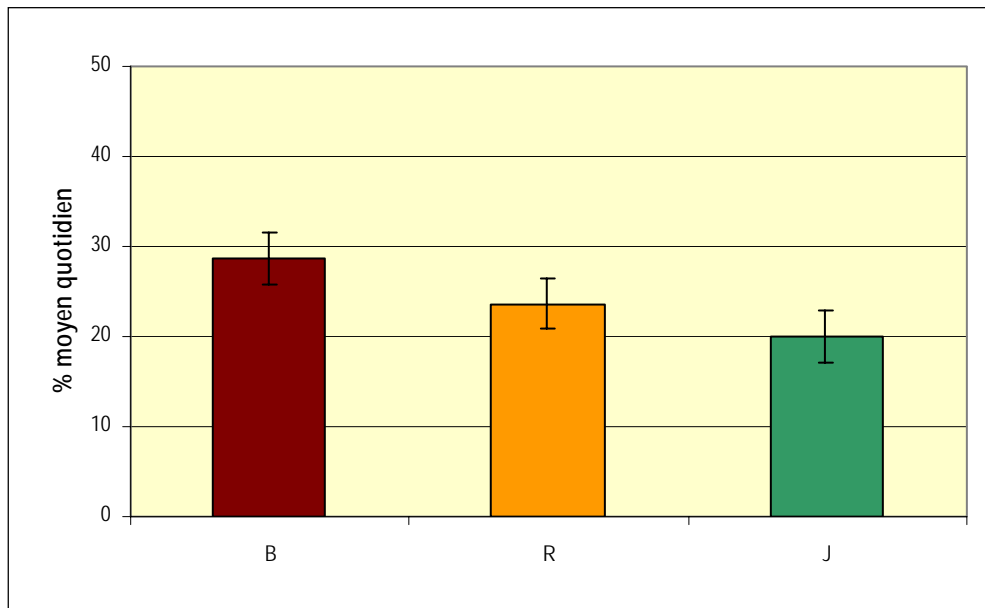


Figure 21 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par groupe (moyenne ± écart-type, n = 3).

Le groupe B (1 mâle, 1 enfant) est significativement plus vigilant que les groupes R (1 mâle, 3 enfants) ($p = 0,011$) et J (2 mâles, 2 enfants) ($p = 0,0002$). Nous observons aussi que le groupe R est plus vigilant que le groupe J mais cette différence n'est pas significative.

Nous avions prédit une vigilance accrue dans les groupes comptant plus d'enfants. Ces résultats ne confirment pas cette prédiction : le groupe B ne possède qu'un enfant, qui de plus est un juvénile de 7 ans. Cet individu a besoin de moins de protection parentale que les plus jeunes car il est indépendant de la mère. Les groupes R et J ont respectivement 3 jeunes, dont un enfant de 2 ans, et 2 jeunes, dont un enfant de quelques mois. Les résultats nous montrent clairement que le groupe possédant le moins d'enfants est le plus vigilant : le nombre d'enfants n'influencerait donc pas les comportements anti-prédateurs.

Les groupes B et R sont habitués à l'homme depuis plus longtemps que le groupe J. Nous pouvions nous attendre à une vigilance augmentée dans ce dernier groupe. A nouveau, il semble que l'habitation n'ait pas d'influence sur la vigilance puisque que le groupe J n'est pas plus vigilant que les groupes B et R.

Nous avons également supposé que la fréquence naturelle de contact avec les prédateurs est plus élevée dans le groupe J (2 mâles, 2 enfants) car il est le plus éloigné du Mo Singto. Peu de personnes se rendent dans cette partie de la forêt, les animaux sont donc moins dérangés et, peut-être, plus présents. Si cette zone compte plus de prédateurs, la vigilance devrait être plus élevée dans le groupe J que dans les groupes B (1 mâle, 1 enfant) et R (1 mâle, 3 enfants), ce qui n'est à nouveau pas le cas. Soit le nombre de prédateurs n'est pas plus élevé, soit le nombre de prédateurs présents sur un territoire n'influence pas la vigilance.

Ce résultat s'explique plus aisément par le fait que le groupe B (1 mâle, 1 enfant) se déplace plus que les deux autres groupes, or, comme expliqué dans le point 6, les gibbons sont plus vigilants lors des déplacements. Cette explication est aussi valable pour la différence non significative qui existe entre les groupes R (1 mâle, 3 enfants) et J (2 mâles, 2 enfants). Dans le graphe du point 2 (Fig. 17), le groupe R se déplace plus longtemps que le groupe J mais cette différence n'est pas non plus significative. Cette tendance au déplacement justifie la vigilance accrue présente dans le groupe R par rapport au groupe J.

5. Variation individuelle de la vigilance dans les groupes

	F	p
B	0,095	0,763
R	8,857	0,01
J	11,249	0,0004

Tableau 16 : Niveau de signification statistique de la variation individuelle de la vigilance dans les groupes.

F (1, 14) = 4,6 (n = 16 ; p = 0,05) pour B et R
 F (2, 21) = 5,78 (n = 24 ; p = 0,01) pour J

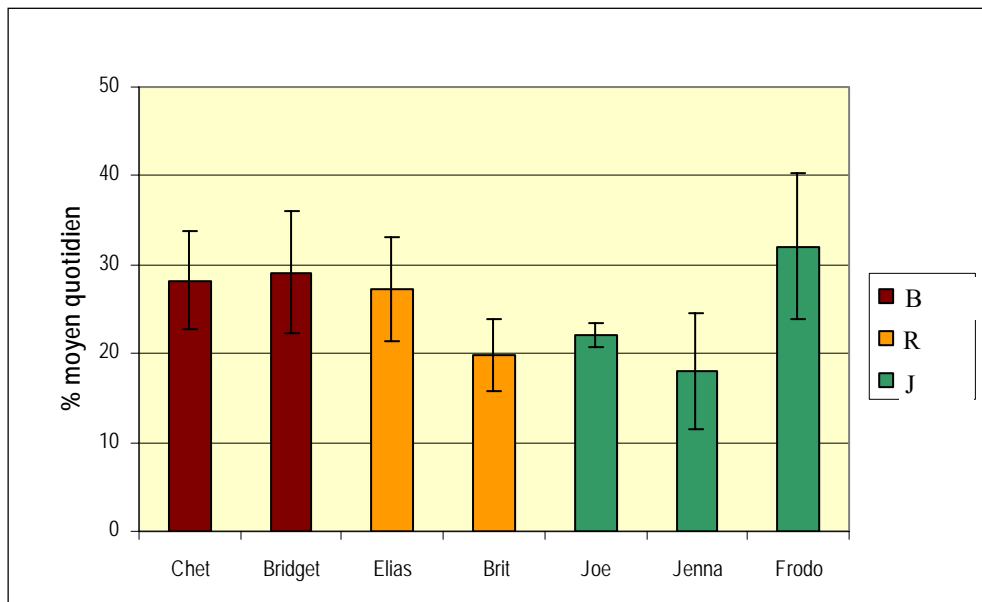


Figure 22 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par individu (moyenne \pm écart-type, n = 7).

Dans le groupe R (1 mâle, 3 enfants), le mâle (Elias) est significativement ($p = 0,01$) plus vigilant que la femelle (Brit). Dans le groupe J (2 mâles, 2 enfants), Frodo est significativement ($p = 0,0004$) plus vigilant que le deuxième mâle (Joe) et que la femelle (Jenna).

Dans le groupe B (1 mâle, 1 enfant), il n'y a pas de différence entre les sexes, comme montré dans l'hypothèse 3. Bridget est l'un des premiers gibbons suivis par l'homme (cfr. Tableau 5). Pourtant, nous observons sur le terrain un certain stress dû à notre présence. Cette femelle ne descend jamais aussi bas dans la canopée que les deux membres de son groupe. Elle nous regarde, nous fixe plus régulièrement et regagne rapidement la partie haute de la canopée au moindre bruit de notre part. Toutes ces manifestations comportementales tendent à dire que Bridget est plus craintive et peut expliquer cette vigilance élevée.

Dans le groupe R (1 mâle, 3 enfants), le mâle est plus vigilant que la femelle, comme attendu. Un autre élément peut toutefois accentuer cette vigilance : Elias n'est arrivé dans ce territoire qu'en l'an 2000. Ce territoire, relativement nouveau pour lui, peut le rendre plus attentif à son environnement. La faible vigilance de Brit peut s'expliquer par trois faits : elle est aussi un des premiers gibbons habitués à l'homme, elle ne manifestait pas d'attention particulière à notre égard contrairement à sa mère Bridget et son plus jeune enfant se déplace et se nourrit seul, il ne requiert donc pas toute l'attention maternelle.

Dans le groupe J (2 mâles, 2 enfants), c'est manifestement Frodo qui est le plus vigilant. Nous nous attendions à une vigilance diminuée chez les mâles dans un groupe polyandre, parce qu'étant à deux, ils peuvent se permettre de passer moins de temps aux comportements de vigilance. Nous ne connaissons pas l'histoire de ce groupe, il est donc difficile d'expliquer ces degrés de vigilance différents. Joe et Jenna montrent un niveau de vigilance semblable, Joe est le mâle le moins vigilant, Jenna, la femelle la moins vigilante et Frodo le mâle le plus vigilant. Ces résultats nous poussent à imaginer une répartition des tâches entre les deux mâles : Frodo assurerait le rôle de protecteur face aux prédateurs ; son comportement lors des déplacements renforce cette idée : Frodo restait généralement en périphérie du groupe. Ce comportement lors des déplacements a été montré chez d'autres primates où les dominants protègent leur groupe en se plaçant en périphérie (Rhine & Westlund, 1981). Nous nous attendions à une diminution de la vigilance chez les individus d'un groupe composé de deux mâles. Cette vigilance plus faible s'observe chez Joe et Jenna. Ceux-ci seraient moins vigilants parce que Frodo assurerait la protection du groupe de manière plus efficace que ne le fait le mâle dans un groupe monogame.

6. Variation de la vigilance en fonction de l'activité en cours

	F	p
Activités	529,014	1,025 E-16

Tableau 17 : Niveau de signification statistique de l'influence de l'activité en cours sur la vigilance.
F (2, 18) = 6,013 (n = 21 ; p = 0,01)

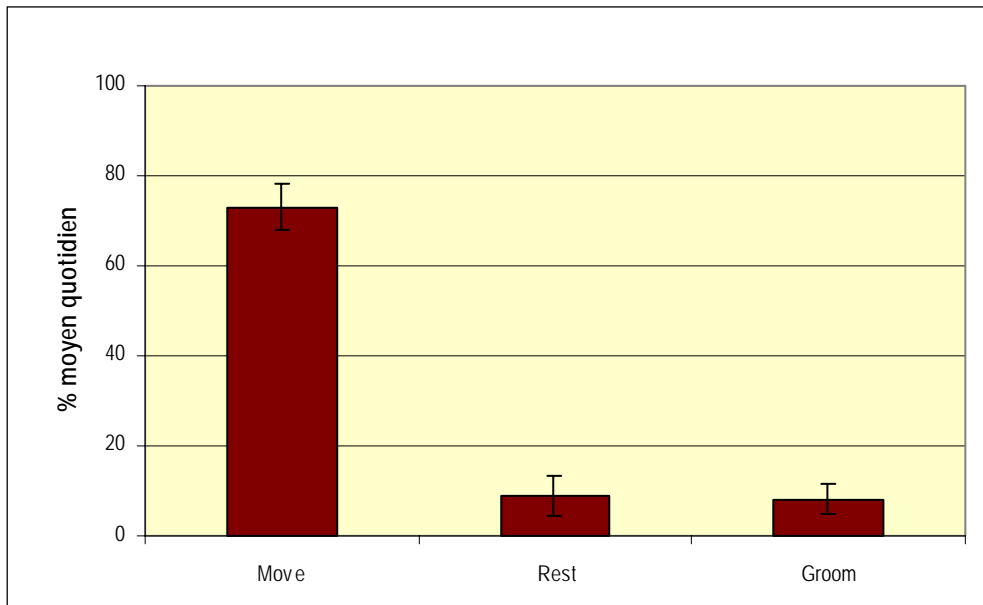


Figure 23 : Pourcentage moyen quotidien de la vigilance par activité (moyenne \pm écart-type, n = 3).

Les individus sont significativement plus vigilants lors des déplacements que lors du repos ($p = 0,0002$) ou du grooming ($p = 0,0001$).

Rappelons ici que les comportements de vigilance ont été enregistrés pendant certaines activités : le repos, le grooming et les déplacements. Les périodes pendant lesquelles les gibbons se nourrissent ont été exclues pour la prise de notes de la vigilance parce qu'il était difficile de distinguer la vigilance et la recherche de nourriture.

Cette importance de la vigilance lorsque les gibbons se déplacent s'explique par l'entrée dans une nouvelle parcelle du territoire : il est normal que les gibbons vérifient la présence ou l'absence de tout danger. Le balayage visuel de l'environnement, qui caractérise la vigilance dans cette étude, est d'autant plus essentiel que le lieu où se trouvent les individus est nouveau. Le terme nouveau, dans ce cas, ne signifie pas un agrandissement du territoire où les gibbons découvrirait pour la première fois un terrain mais bien l'arrivée dans une parcelle du territoire qui n'a plus été contrôlée depuis un moment.

Les séances de repos ou de grooming commencent seulement après avoir déjà passé un moment dans cet endroit, qui n'est donc plus à redécouvrir. Les gibbons peuvent alors se reposer ou se groomer sans être continuellement sur leurs gardes. Toutefois, la vigilance n'est pas nulle, ce qui montre qu'ils restent attentifs à leur environnement.

7. Influence de la densité de la végétation sur la vigilance

	dl	χ^2	Résultats
Chet	2	8,847	Différence significative
Bridget	2	6,779	Différence significative
Elias	2	0,304	Pas de différence
Brit	2	3,747	Pas de différence
Joe	1	1,35	Pas de différence
Jenna	1	3,018	Pas de différence
Frodo	2	0,314	Pas de différence

Tableau 18 : Niveau de signification statistique de l'influence de la végétation sur la vigilance.

$$\chi^2 (\text{dl } 2) = 5,99 \quad (p = 0,05)$$

$$\chi^2 (\text{dl } 1) = 3,84 \quad (p = 0,05)$$

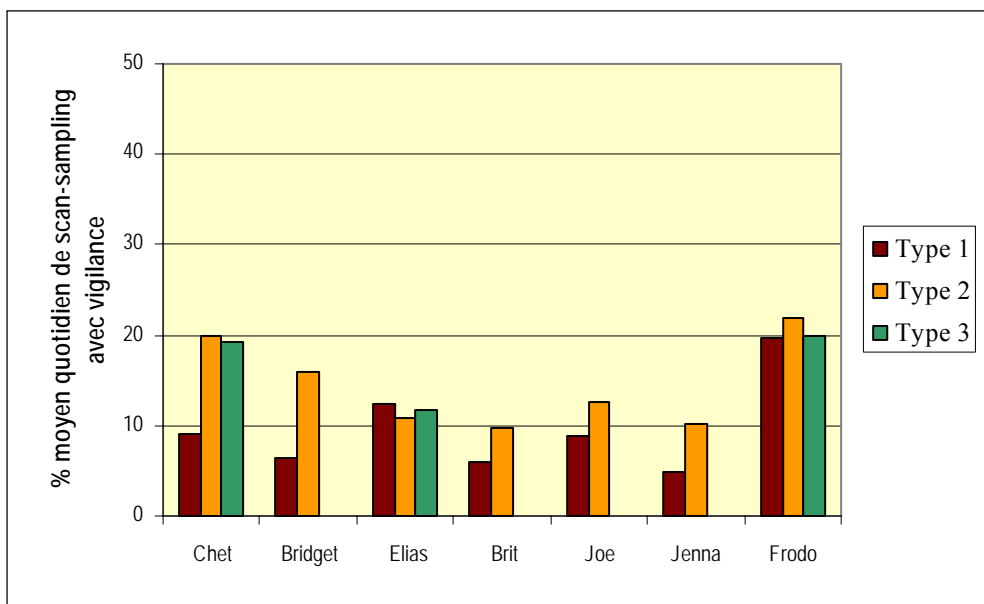


Figure 24 : Pourcentage moyen quotidien de scan-sampling avec vigilance par individu et par type de végétation (type 1 = milieu ouvert, type 2 = milieu intermédiaire, type 3 = milieu dense).

Chet ($\chi^2 (\text{dl } 1) = 8,839$) et Bridget ($\chi^2 (\text{dl } 1) = 5,7$) sont significativement moins vigilants dans une végétation peu dense de type 1 que dans une végétation de type 2. Les autres individus ne montrent pas de différences significatives dans leurs comportements de vigilance en fonction de la densité de végétation. A noter que Joe et Jenna ne sont pas allés dans une végétation de type 3 lorsqu'ils étaient suivis (dl 1).

Dans cette interprétation, il faut tenir compte du fait que les individus passent très peu de temps dans une végétation peu dense et encore beaucoup moins dans une végétation très dense. Ces deux types de densité sont en effet plus rares dans les parties du territoire qu'ils fréquentent. Ils passent en moyenne 18 % de leur temps dans la végétation de type 1, 81 % dans la végétation de type 2 et 1% dans la végétation de type 3. Nous avons donc peu de données à comparer avec les données dans la végétation de densité moyenne. Ainsi, nous observons une différence entre la vigilance dans une végétation dense et les autres densités pour Bridget mais cette différence n'est pas significative car elle n'y est allée que 6 fois sur les périodes d'observation.

Il est intéressant de comparer la vigilance dans un milieu d'une certaine densité pour chaque individu car le temps passé dans ces milieux est différent d'un individu à l'autre. La présence dans une densité n'est pas fonction de l'individu mais du chemin parcouru tel jour par le groupe entier. Ce parcours diffère généralement d'un jour à l'autre et, comme un seul individu était suivi par jour, le temps passé dans certaines parties du territoire diffère d'un individu à l'autre.

Dans l'analyse de la vigilance en fonction de la végétation, nous pourrions nous attendre à une vigilance accrue lorsque le milieu est très dense, la possibilité d'apercevoir un prédateur ou un danger éventuel étant réduite. Cette prédiction ne se confirme ni ne s'infirme clairement dans cette analyse car ce comportement est très différent suivant les individus : l'un (Chet) est plus vigilant dans un milieu fermé, comme attendu, alors que d'autres (Bridget et Brit) le sont moins et que d'autres encore (Elias et Frodo) montrent une vigilance stable quelle que soit la densité de la végétation. Nous observons la même chose pour la densité de végétation peu dense. Deux individus (Chet et Bridget) sont moins vigilants dans un milieu ouvert et les autres ne montrent pas de variation par rapport à une densité de végétation intermédiaire.

Vu les différences individuelles importantes, nous ne pouvons pas tirer de conclusions certaines concernant l'influence de la densité de la végétation sur la vigilance. Il faudrait alors, pour éliminer l'influence individuelle, recommencer l'étude sur un plus grand nombre d'individus.

8. Influence de la position dans la canopée sur la vigilance

	dl	χ^2	Résultats
Chet	2	8,587	Différence significative
Bridget	2	0,549	Pas de différence
Elias	2	0,803	Pas de différence
Brit	2	2,731	Pas de différence
Joe	2	2,445	Pas de différence
Jenna	2	1,341	Pas de différence
Frodo	2	6,319	Différence significative

Tableau 19 : Niveau de signification statistique de l'influence de la position dans la canopée sur la vigilance.

$$\chi^2 (\text{dl } 2) = 5,99 \quad (p = 0,05)$$

$$\chi^2 (\text{dl } 1) = 3,84 \quad (p = 0,05)$$

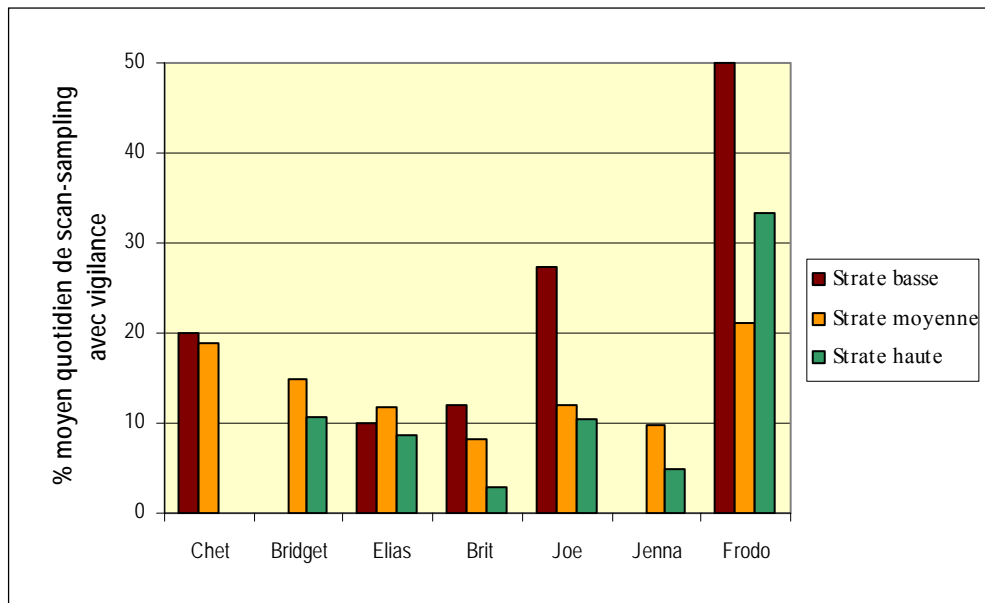


Figure 25 : Pourcentage moyen quotidien de scan-sampling avec vigilance par individu et par strate de la canopée.

Chet est significativement plus vigilant dans les strates basses ($\chi^2 (\text{dl } 1) = 7,958$) et moyenne ($\chi^2 (\text{dl } 1) = 8,556$) que dans la strate haute de la canopée. Frodo est significativement ($\chi^2 (\text{dl } 1) = 5,848$) plus vigilant dans la strate basse que dans la strate moyenne de la canopée.

La remarque faite précédemment sur le peu de données pour les densités extrêmes s'applique ici aussi. En effet, les gibbons passent la plus grande partie de la journée dans la

strate moyenne de la canopée, les arbres émergeants étant principalement utilisés pour se reposer, dormir et chanter ; ils ne descendent dans la strate basse que pour visiter les petits arbres fruitiers (Gittins & Raemaekers, 1980). Les individus suivis passent en moyenne 5 % dans la strate basse, 92 % dans la strate moyenne et 3 % dans la strate haute de la canopée. Nous avons à nouveau peu de données pour les altitudes extrêmes en comparaison du grand nombre de données pour la strate moyenne.

A nouveau, deux individus seulement montrent des différences de comportements de vigilance en fonction de la position dans la canopée. L'un est moins vigilant dans la strate haute, l'autre l'est plus dans la strate haute que dans la strate moyenne mais moins que dans la strate basse... Des résultats contradictoires qui montrent les grandes différences individuelles déjà observées précédemment.

9. Variation de la vigilance en fonction du moment de la journée

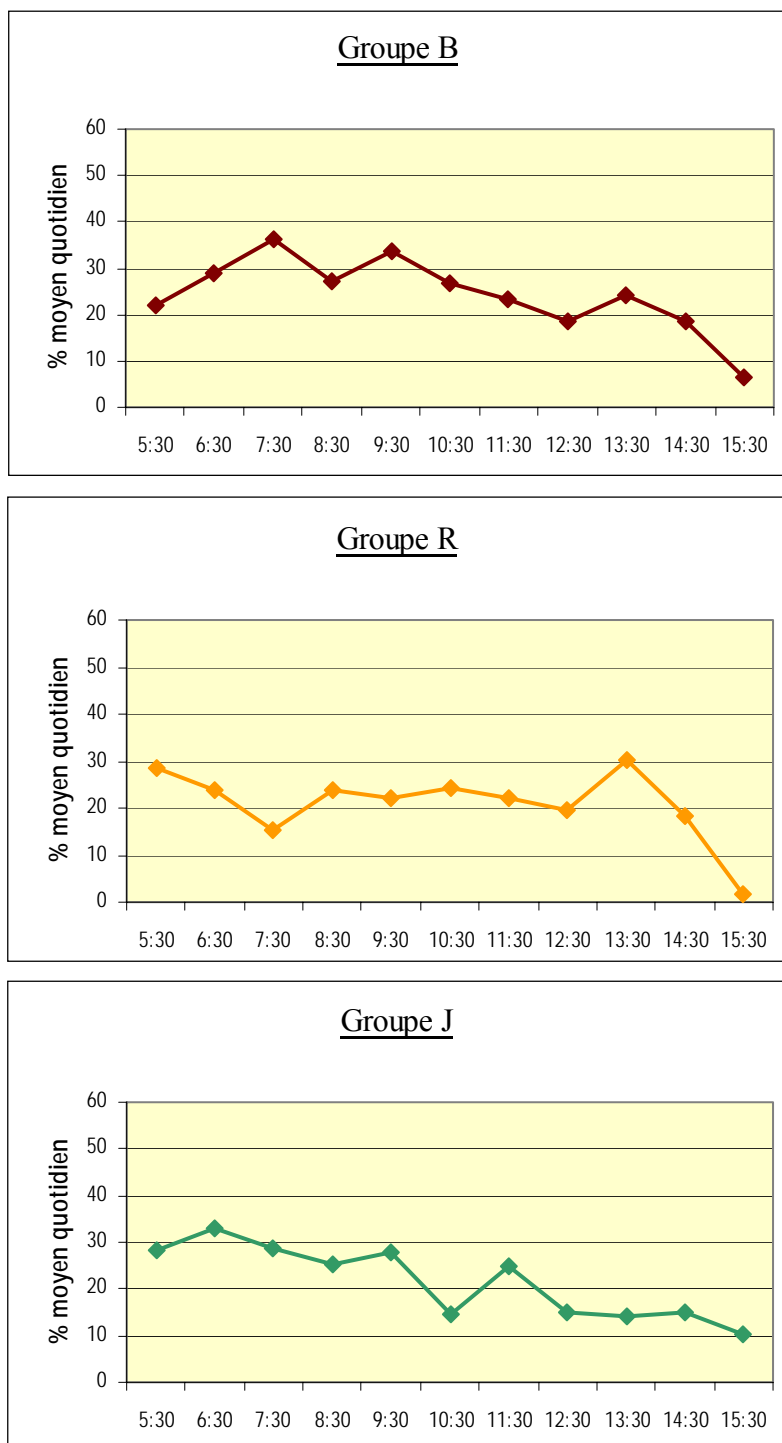


Figure 26 : Pourcentage moyen quotidien de vigilance par heure pour les groupes B, R et J.

La vigilance varie pendant la journée différemment d'un groupe à l'autre ; cette différence est à mettre en rapport avec les déplacements du groupe puisque les individus sont alors plus vigilants. Si nous comparons la variation de la vigilance en fonction du moment de la journée avec la variation des déplacements durant cette même période (Fig. 27), nous observons une certaine similarité. Celle-ci confirme l'existence d'une vigilance accrue lors des déplacements, déjà observée précédemment.

Il existe des différences de vigilance en fonction du moment de la journée. Le groupe B (1 mâle, 1 enfant) est plus vigilant entre 7:30 et 9:30, puis cette vigilance diminue progressivement au cours de la journée et réaugmente aux environs de 13:30. Le groupe R (1 mâle, 3 enfants) est plus vigilant vers 5:30 et 13:30, la vigilance reste stable au cours de la journée mais chute après 13:30. Le groupe J (2 mâles, 2 enfants) montre une vigilance assez stable et élevée entre 5:30 et 9:30, puis elle chute vers 10:30, réaugmente vers 11:30 pour rediminuer et rester constante jusqu'en fin de journée.

Nous observons, dans cette évolution de la vigilance au cours de la journée, une tendance à une vigilance plus élevée tôt le matin et plus tard dans la journée, soit en fin de journée (après 9h d'activité) pour les groupes B et R, soit en fin de matinée pour le groupe J (après 7h d'activité), il n'y a donc que 2h de décalage entre les pics de vigilance dans les deux cas.

La relation entre les déplacements et la vigilance est bien marquée ; nous pouvons donc expliquer l'évolution de la vigilance au cours de la journée par l'évolution des déplacements. Les trois groupes ont en effet des tendances au déplacement très différentes et, sur le terrain, les différences de répartition des déplacements pendant la journée sont manifestes.

Le groupe B se déplace de manière plus ou moins continue tout au long de la journée. Cette impression sur le terrain se confirme sur le graphe de l'évolution des déplacements au cours de la journée (Fig. 27). Celui-ci montre des déplacements plus importants aux environs de 7:30, qui se répercutent sur le niveau de vigilance à cette période, également plus élevé. Les déplacements ne diminuent pas aussi fort que la vigilance après 14:30. A cette période, les individus se dirigent vers l'arbre dortoir du jour ; ce groupe se déplace très rapidement pendant cette phase et il est très difficile de les suivre de près et surtout d'observer des comportements de vigilance : cela peut avoir influencé les résultats.

Le groupe R quitte l'arbre dortoir au matin et se rend sur la zone où se trouvent les arbres à fruits préférés. Ensuite, les individus se déplacent beaucoup moins pour se rendre d'un arbre à fruits à un autre ; leur territoire est aussi plus petit ($B = 21,5$ ha ; $R = 14$ ha ; $J = 25$ ha). Aux environs de 13:00-14:00, ils se déplacent à nouveau plus et passent moins de temps aux autres activités pour se diriger progressivement vers leur nouvel arbre dortoir.

Le groupe J posséderait des « zones d'arbres dortoirs », puisqu'il passe les nuits dans certaines zones précises où chaque individu a quelques arbres préférés, ceci reste à confirmer. Sur le terrain, nous observons que, le matin, les individus quittent leur arbre dortoir et se déplacent vers une autre partie du territoire pour se nourrir, ce qui explique cette tendance au déplacement le matin, observée sur le graphique. Ils passent le reste de la journée à se déplacer régulièrement mais sur de petites distances. En fin de journée, ils se retrouvent généralement près d'une « zone d'arbres dortoirs », et ne doivent donc pas parcourir une grande distance pour trouver un arbre qui convient, comme c'est apparemment le cas dans les autres groupes.

Nous pourrions aussi mettre en lien l'évolution de la vigilance au cours de la journée et les périodes d'activité des prédateurs potentiels. Les gibbons pourraient être moins vigilants pendant les périodes de faible activité des prédateurs mais, comme nous ne nous sommes pas intéressés aux prédateurs, il nous est impossible, dans cette étude, de faire ce lien.

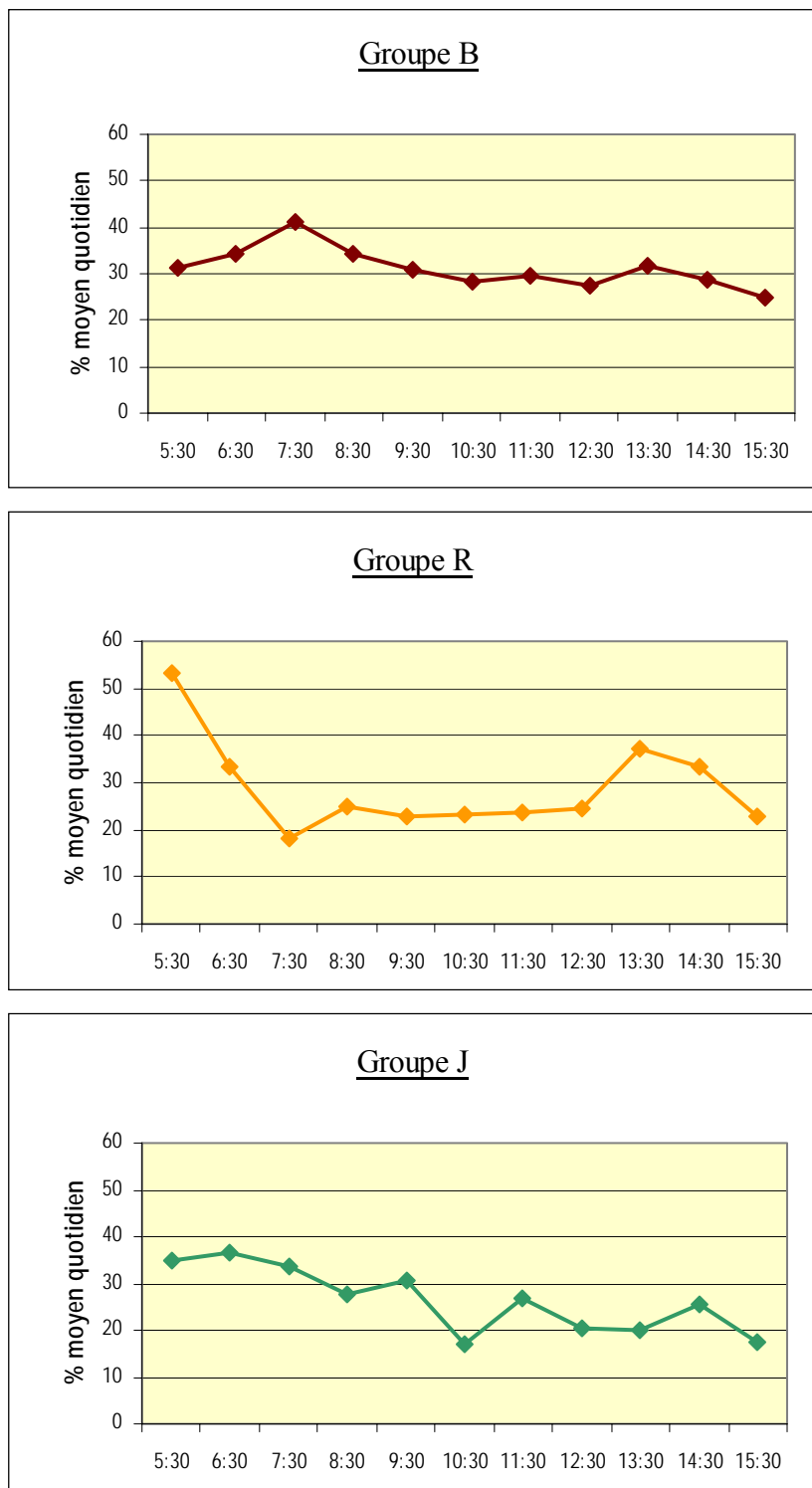
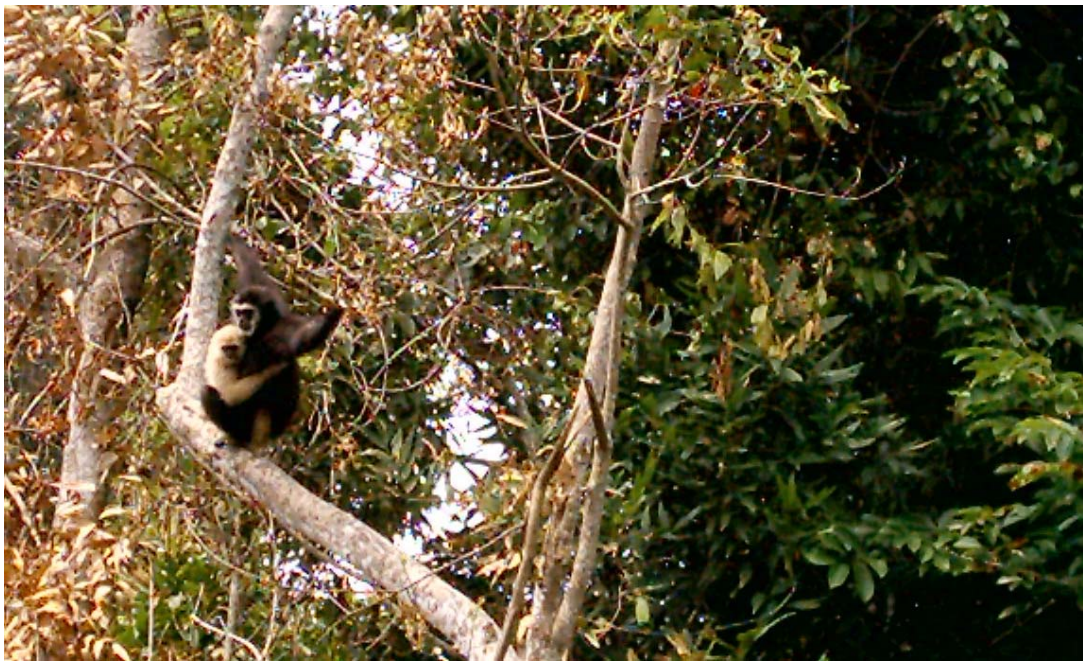


Figure 27 : Pourcentage moyen quotidien de déplacements par heure pour les groupes B, R et J.

Conclusions et Perspectives



Notre travail visait donc à étudier le budget d'activité et la vigilance du gibbon à mains blanches. Pour décrire ces sujets, nous avons cinq hypothèses principales, qui abordaient les questions de la variation du budget d'activité et de la vigilance en fonction du sexe ou de la composition du groupe, et quatre hypothèses secondaires, qui décrivaient quelques facteurs qui peuvent influencer la vigilance.

La prédiction de l'hypothèse selon laquelle les mâles se déplacent plus que les femelles n'a pas été vérifiée. Les résultats montrent cependant des différences entre les mâles et les femelles lorsque les gibbons se nourrissent : les femelles se nourrissent plus longtemps que les mâles. Elles ont en effet besoin d'un apport énergétique plus important lié à la reproduction. Le budget d'activité varie donc bien en fonction du sexe. Ces résultats ont également été obtenus chez les langurs de Thomas (Steenbeek *et al.*, 1999)

Les résultats ne confirment pas la prédiction selon laquelle les gibbons se grooment plus longtemps lorsqu'il y a plus d'individus dans le groupe. Pourtant, nous pourrions penser que, si le nombre d'individus augmente et que le temps passé au grooming reste constant par individu, le temps moyen passé au grooming pendant la journée augmente avec la taille du groupe. Néanmoins, les résultats confirment l'hypothèse selon laquelle le budget d'activité varie en fonction de la composition du groupe (nombre et âge des enfants et nombre d'adultes). Il y a en effet des différences entre les groupes pour quatre activités (se déplacer, se reposer, se nourrir, chanter) qui suggèrent que le nombre et l'âge des enfants influencent le budget d'activité. Le groupe, qui a le moins d'enfants et dont le jeune est un juvénile de 7 ans se déplace plus longtemps alors que le groupe ayant l'enfant le plus jeune se repose plus longtemps. Les résultats n'ont pas montré une influence du nombre d'adultes sur le budget d'activité

Les résultats confirment l'hypothèse de la variation de la vigilance en fonction du sexe et la prédiction de la vigilance accrue des mâles. Plusieurs observateurs ont suggéré que le mâle adulte chez les gibbons est le protecteur principal contre les prédateurs (Carpenter, 1940 ; Tenaza, 1976). Nous retrouvons ces mêmes suggestions chez d'autres auteurs qui ont étudié les marmousets (Dunbar, 1988 ; Koenig, 1998), les capucins (Janson, 1994), les langurs de Thomas (Steenbeek *et al.*, 1999) et les autruches (Bertram, 1980). Cependant, Dunbar a suggéré que les mâles ne s'associent peut-être pas de manière permanente avec les femelles pour les protéger des prédateurs (Dunbar, 1988). Les femelles ne peuvent pas compter, par exemple, sur la vigilance du mâle lors de rencontres de groupes car les mâles sont souvent loin (Reichard & Sommer, 1997).

La prédiction qui prévoit une vigilance accrue chez les gibbons lorsqu'il y a plus d'enfants a été infirmée : le groupe qui a le moins d'enfants est le plus vigilant. L'hypothèse selon laquelle la vigilance varie en fonction de la composition du groupe (nombre et âge des enfants) n'a pas été confirmée. Ces résultats sont pourtant en contradiction avec Elgar, qui avance que la présence de jeunes augmente les comportements de vigilance des parents chez les mammifères et les oiseaux (Elgar, 1989). Différentes études sur les oies à bec court (*Anser brachyrhynchus*) (Lazarus & Inglis, 1978), les guépards (*Acynonix jubatus*) (Caro, 1987) et les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) (Leighton-Shapiro, 1986) ont montré que les adultes, ou la femelle, sont plus vigilants quand le nombre d'enfants augmente mais que cette vigilance diminue avec la maturation des jeunes. Nous ne pouvons pas non plus expliquer nos résultats grâce à ce dernier propos, le groupe le plus vigilant possède un juvénile de 7 ans, alors que les deux autres groupes ont un jeune enfant de quelques mois ou de 2 ans.

Les résultats confirment pour deux groupes la prédiction qui signale que le mâle est plus vigilant que la femelle de son groupe et confirment partiellement la prédiction qui présente les individus comme moins vigilants lorsqu'il y a deux mâles. Les résultats montrent que la femelle adulte du groupe polyandre est la femelle la moins vigilante et qu'un des deux mâles adultes est le mâle le moins vigilant. Une étude sur les autruches renforce l'idée selon laquelle la vigilance individuelle diminue quand le nombre d'individus adultes augmente (Bertram, 1980). Cependant, le deuxième mâle adulte est l'individu le plus vigilant. Cet individu assurerait la protection du groupe face aux prédateurs. L'hypothèse selon laquelle la vigilance varie entre les individus au sein des groupes a donc été confirmée.

La vigilance varie avec l'activité en cours, les gibbons à mains blanches sont plus vigilants lors des déplacements que lors du repos ou du grooming.

L'hypothèse selon laquelle la vigilance varie avec la densité de la végétation n'a été ni totalement confirmée ni infirmée car les différences individuelles sont très grandes. Les deux seules différences concernent deux individus, moins vigilants dans un milieu ouvert. Une étude sur la vigilance envers les prédateurs aériens des singes bleus a cependant montré que celle-ci est inversement proportionnelle à la densité de la végétation environnante (Cords, 1990). Pour les singes bleus, soucieux d'une prédation aérienne, une végétation dense apporte donc une certaine sécurité. Dans notre étude sur les gibbons, nous pouvons penser que ceux-ci sont moins sensibles à une prédation aérienne, car peu de rapaces sont susceptibles de les attaquer. Comme la distance à laquelle les primates détectent la présence de prédateurs dépend entre autres de la densité de la végétation (van Schaik *et al.*, 1983), les gibbons seraient alors plus vigilants dans une végétation dense où la visibilité est réduite et où il est difficile d'apercevoir un prédateur sur le sol ou dans un arbre.

L'hypothèse selon laquelle la vigilance varie avec la position dans la canopée n'a pas non plus été confirmée ni infirmée car les différences individuelles sont également très grandes. Deux individus sont plus vigilants dans la strate basse de la canopée alors que les autres ne montrent aucune différence en fonction de leur position. Une étude sur la vigilance en fonction de la hauteur dans la canopée sur les langurs de Thomas (*Presbytis thomasi*) a montré que la vigilance est plus élevée dans la strate basse de la canopée, où les individus sont plus vulnérables à la prédation (Steenbeek *et al.*, 1999). Cette affirmation se vaut aussi pour les gibbons puisqu'ils peuvent redouter des prédateurs terrestres se trouvant au sol ou dans un arbre. Parmi les prédateurs potentiels des gibbons, il y a entre autres l'ours et le tigre, qui sont trop lourds pour se trouver dans les strates moyennes et hautes de la canopée ; le python, la panthère nébuleuse et le chat marbré sont quant à eux capables de se déplacer dans ces deux strates. van Schaik & van Hooff ont suggéré que les gibbons assurent leur sécurité en utilisant les strates hautes de la canopée (van Schaik & van Hooff, 1983). Si leur sécurité est liée à la hauteur dans la canopée, nous pouvons prévoir une plus grande vigilance des gibbons dans les strates basses, où ils sont capables de détecter la présence d'un prédateur à une distance moins grande que dans les strates hautes.

L'hypothèse d'une vigilance variant avec le moment de la journée, a été confirmée. Cette évolution de la vigilance au cours de la journée est à mettre en relation soit avec le budget d'activité des gibbons, puisqu'ils sont plus vigilants lors des déplacements, soit avec le budget d'activité des prédateurs que nous n'avons pas analysé dans cette étude.

Cette étude du budget d'activité et de la vigilance du gibbon à mains blanches s'est portée sur trois groupes seulement, la durée du séjour ne nous ayant pas permis d'en suivre plus. Les différences individuelles sont donc très grandes et ont peut-être influencé d'une manière non négligeable nos résultats. Il semble par conséquent indispensable d'étendre cette étude aux autres groupes de Khao Yai, puis aux gibbons à mains blanches vivant dans d'autres sites, afin de confirmer ces résultats. Un autre problème rencontré suite au nombre peu élevé de groupes est la présence d'un seul groupe polyandre difficilement comparable, pour des raisons statistiques, aux groupes monogames. Nous avons en effet besoin d'un nombre identique de mâles et de femelles pour réaliser une comparaison mâle-femelle. Il est aussi plus intéressant de comparer des groupes monogames entre eux et des groupes polyandres entre eux également, dans le but de vérifier si des groupes ayant la même structure sociale se ressemblent. Ensuite, nous pouvons vérifier des différences éventuelles existant entre des groupes de composition différente en nombre d'adultes. Il serait donc nécessaire de choisir d'autres groupes polyandres sur le terrain si nous voulons approfondir complètement cette étude.

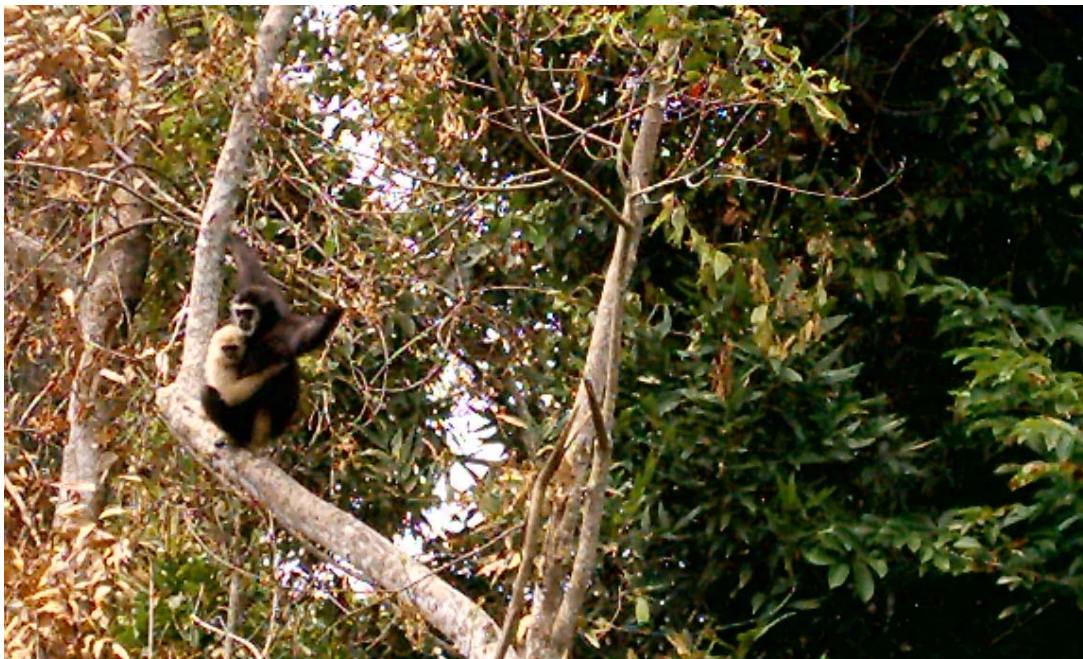
Une autre hypothèse était de vérifier si la densité de la végétation peut modifier la vigilance. Sur le terrain, nous avons défini la densité en fonction des caractéristiques de l'arbre dans lequel se trouvait le gibbon suivi. Il serait intéressant de diviser la mesure de la densité : la densité au-dessus et la densité en dessous du gibbon suivi. En d'autres termes, le gibbon est-il capable d'apercevoir facilement le sol et le ciel ? Cette distinction est importante dans la mesure où le gibbon peut être menacé par un prédateur terrestre ou aérien.

Il serait aussi intéressant de comparer les niveaux de vigilance chez les gibbons à mains blanches en milieu naturel en l'absence et en présence d'un prédateur. Les gibbons sont confrontés à une prédation non négligeable (Reichard & Sommer, 2000), que nous avons déjà détaillée plus haut. Les rencontres entre les gibbons et un prédateur restent pourtant rares à Khao Yai. Les expériences play-back ont alors tout leur intérêt pour comparer la vigilance chez les gibbons en l'absence et en présence d'un prédateur. La mise en œuvre de telles expériences est relativement laborieuse sur le terrain : les modèles sont difficiles à emporter en forêt et les conditions d'humidité sont parfois néfastes pour le matériel d'enregistrement. Même si les conditions sont déplorable, ces expériences ne sont pas impossibles à mettre en œuvre. Les vocalisations pourraient être étudiées en parallèle.

Nous avons observé dans cette étude que la vigilance n'est pas constante au cours de la journée. Comme les gibbons sont plus vigilants lors des déplacements, cette variation a été mise en relation avec l'évolution des déplacements au cours de cette même journée. Il serait cependant intéressant de se pencher sur les périodes d'activité des prédateurs potentiels des gibbons. Si celle-ci diffère en fonction du moment de la journée, elle peut influencer la vigilance des gibbons.

Dans les groupes polyandres, le lien de paternité des enfants pourrait être déterminé. Sachant cela, nous pourrions vérifier si la vigilance d'un mâle est modifiée suivant la présence d'enfants lui appartenant. Cette information supplémentaire pourrait peut-être aussi expliquer la grande différence de vigilance existant entre les deux mâles du groupe polyandre étudié.

Bibliographie



Bibliographie

- Alexander, R. D. (1974) The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**, 325-383.
- Altmann, J. (1974) Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.
- Barton, R. (1985) Grooming site preferences in primates and their functional implications. *International Journal of Primatology* **6**, 519-532.
- Bertram, B. C. R. (1980) Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour* **28**, 278-286.
- Brain, C. K. (1981) *The hunters or the hunted ? An introduction to african cave taphonomy* (University of Chicago Press, Chicago).
- Brockelman, W. Y. (1998) Study of tropical forest canopy height and cover using a point-intercept method in *Forest biodiversity research monitoring and modeling : conceptual background and Old World case studies* (eds. Dallmeier, F. and Comiskey, J. A.) (UNESCO, Paris and Parthenon Publishing, New York) pp 521-531.
- Brockelman, W. Y. and Gittins, S. P. (1984) Natural hybridization in the *Hylobates lar* species group : implications for speciations in gibbons in *The Lesser Apes : Evolutionary and Behavioural Biology* (eds. Preuschoft, H., Chivers, D. J., Brockelman, W. Y. and Creel, N.) (Edinburgh University Press, Edinburgh) pp 498-532.
- Caine, N. G. (1984) Visual scanning by tamarins. *Folia Primatology* **43**, 59-67.
- Caine, N. G. and Marra, S. L. (1988) Vigilance and social organization in two species of primates. *Animal Behaviour* **36**, 897-904.
- Caro, T. (1987) Cheetah mothers' vigilance : looking out for prey or for predators ? *Behavioural Ecology and Sociobiology* **20**, 351-361.
- Carpenter, C. R. (1940) A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comp. Psychol. Monogr.* **16**, 1-212.
- Cheney, D. L. (1987) Interactions and relationships between groups in *Primate societies* (eds. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. and Struhsaker, T. T.) (University of Chicago Press, Chicago) pp 267-281.
- Cheney, D. L. and Seyfarth, R. M. (1990) *How monkeys see the world* (University of Chicago Press, Chicago and London) p 377.
- Cheney, D. L. and Wrangham, R. W. (1987) Predation in *Primate societies* (eds. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. and Struhsaker, T. T.) (University of Chicago Press, Chicago) pp 227-239.
- Cohen, L. and Holliday, M. (1982) *Statistics for social scientists : a introductory text with computer programs in BASIC* (Harper & Row, London) p 382.
- Cords, M. (1990) Vigilance and mixed-species association of some East African forest monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**, 297-300.
- Cords, M. (1995) Predator vigilance costs of allogrooming in wild blue monkeys. *Behaviour* **132**, 559-569.
- de Ruiter, J. R. (1986) The influence of group size on predator scanning and foraging behavior of wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). *Behaviour* **98**, 240-258.
- Dehn, M. M. (1990) Vigilance for predators : detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**, 337-342.
- Dunbar, R. I. M. (1988) *Primate Social Systems* (Croom Helm, London).
- Elgar, M. A. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds : a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* **64**, 13-33.

- Gittins, S. P. (1980) Territorial behavior in the agile gibbon. *International Journal of Primatology* **1**, 381-389.
- Gittins, S. P. and Raemaekers, J. J. (1980) Siamang, lar, and agile gibbons in *Malayan forest primates : ten years' study in tropical rain forest* (ed. Chivers, D. J.) (Plenum Press, New York) pp 63-105.
- Isbell, L. A. (1994) Predation on primates : ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology* **3**, 61-71.
- Isbell, L. A. and Young, T. P. (1993) Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implication for group living. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**, 377-385.
- Janson, C. H. (1994) Sex roles in predator defense and vigilance in Predation on primates : ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology* **3**, 61-71.
- Koenig, A. (1998) Visual scanning by common marmosets (*Callithrix jacchus*) : functional aspects and the special role of adult males. *Primates* **39**, 85-90.
- Lazarus, J. and Inglis, I. R. (1978) The breeding behaviour of the pink-footed goose : parental care and vigilant behaviour during the fledgling period. *Behaviour* **65**, 62-88.
- Leighton, D. R. (1987) Gibbons : territoriality and monogamy in *Primate societies* (eds. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. and Struhsaker, T. T.) (University of Chicago Press, Chicago) pp 135-145.
- Leighton-Shapiro, M. E. (1986) Vigilance and costs of motherhood to rhesus monkeys. *American Journal of Primatology* **10**, 414-415.
- McCann, C. (1933) Notes on the colouration and habits of the white-browed gibbon or hoolock (*Hylobates hoolock* Harl.). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **36**, 395-405.
- McFarland. (2001) Comportement social des primates in *Le comportement animal. Psychobiologie, éthologie et évolution* (De Boeck Université, Bruxelles) pp 161-183.
- Parson, P. E. and Taylor, C. R. (1977) Energetics of brachiation versus walking : a comparison of a suspended and inverted pendulum mechanism. *Phys. Zoology* **50**, 182-188.
- Raemaekers, J. J. and Chivers, D. J. (1986) Natural and synthetic diets of Malayan gibbons in *Primate ecology and conservation* (eds. Else, J. G. and Lee, P. C.) (Cambridge University Press, New York) pp 39-56.
- Reichard, U. (1995) Extra-pair copulations in monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethology* **100**, 99-112.
- Reichard, U. (1998) Sleeping sites, sleeping places, and presleep behavior of gibbons (*Hylobates lar*). *American Journal of Primatology* **46**, 35-62.
- Reichard, U., Brockelman, W. Y., Treesucon, U. and Raemaekers, J. J. (1998) Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**, 329-339.
- Reichard, U. and Sommer, V. (1994) Grooming site preferences in wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Primates* **35**, 369-374.
- Reichard, U. and Sommer, V. (1997) Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*) : agonism, affiliation, and the concept of infanticide. *Behaviour* **134**, 1135-1174.
- Reichard, U. and Sommer, V. (2000) Rethinking monogamy : the gibbon case in *Primate males : causes and consequences of variation in group composition* (ed. Kappeler, P. M.) (Cambridge University Press, Cambridge) pp 159-168.
- Rhine, R. J. and Westlund, B. J. (1981) Adult male positioning in baboon progressions : order and chaos revisited. *Folia Primatology* **35**, 77-116.
- Rowe, N. (1996) *The pictorial guide to the living primates* (Pogonias Press, New York) p 263.

- Rutberg, A. T. (1983) The evolution of monogamy in primates. *J. Theor. Biol.* **104**, 93-112.
- Savini, T. (August 2001 - January 2002) Home range ecology of white-handed gibbons at Khao Yai National Park, Thailand. II° Six Months Report.
- Searcy, Y. M. and Caine, N. G. (2003) Hawk calls elicit alarm and defensive reactions in captive Geoffroy's marmosets (*Callithrix geoffroyi*). *Folia Primatologica* **74**, 115-125.
- Seyfarth, R. M. (1977) A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal Theor. Biology* **65**, 671-698.
- Srikosamatara, S. and Hansel, T. (2000) *Mammal of Khao Yai National Park* (Green World Foundation, Bangkok) p 120.
- Steenbeek, R., Piek, R. C., van Buul, M. and Van Hooff, J. A. R. A. M. (1999) Vigilance in wild Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*) : the importance of infanticide risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 137-150.
- Tenaza, R. R. (1976) Songs and related behaviour of Kloss' gibbon (*Hylobates klossii*) in Siberut Island, Indonesia. *Z. Tierpsychol.* **40**, 37-52.
- van Schaik, C. P. (1983) Why are diurnal primates living in groups. *Behaviour* **87**, 120-144.
- van Schaik, C. P. and van Hooff, J. A. R. A. M. (1983) On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* **85**, 91-117.
- van Schaik, C. P., van Noordwijk, M. A., Warsono, B. and Sutriyono, E. (1983) Party size and early detection of predators in Sumatran forest primates. *Primates* **24**, 211-221.
- Williamson, E. A. and Feistner, A. T. C. (2003) Habituating primates : processes, techniques, variables and ethics in *Field and laboratory methods in primatology : a practical guide* (eds. Setchell, J. M. and Curtis, D. J.) (Cambridge University Press, Cambridge) pp 25-39.
- Wrangham, R. W. (1977) Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania in *Primate ecology* (ed. Clutton-Brock, T. H.) (Academic Press, London).
- Wrangham, R. W. (1979) On the evolution of ape social systems. *Social Science Information* **18**, 335-368.
- Wrangham, R. W. (1987) Evolution of social structure in *Primates societies* (eds. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. and Struhsaker, T. T.) (University of Chicago Press, Chicago) pp 282-296.